Les mammifères du gisement miocène inférieur de Li Mae Long, Thaïlande : systématique, biostratigraphie et paléoenvironnement

Pierre MEIN
Département des Sciences de la Terre et URA 11 CNRS, Université Lyon I,
27-42 boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne (France)

Léonard GINSBURG
Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Mein P. & Ginsburg L. 1997. — Les mammifères du gisement miocène inférieur de Li Mae Long,Thaïlande : systématique, biostratigraphie et paléoenvironnement. *Geodiversitas* 19 (4) : 783-844.

RÉSUMÉ
La faune de Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande) comprend trente-trois espèces de mammifères placentaires : cinq Insectivores (*Thaiagymnura equilateralis* n.g. n.sp., *Hylomys engesseri* n.sp., *Neotetracus butleri* n.sp., Erinaceidae indet. cf. *Mioechinus*, *Scapanulus lampounensis* n.sp.), neuf chiroptères (? *Taphozous* sp., *Megaderma* sp., *Rhinolophus yongyuthi* n.sp., *Hipposideros* (*Brachipposideros*) *khengkao* n.sp., *Hipposideros felix* n.sp., Rhinolophoidea indet., *Ia lanna* n.sp., *Rhizomops mengraii* n.sp., Vespertilionidea indet.), un Scandentia (*Tupaia miocenica* n.sp.), deux primates (? *Nycticebus linglom* n.sp. et *Tarsius thailandica*), huit rongeurs (*Ratufa maelongensis*, ? *Atlantoxerus* sp., *Diatomys liensis*, *Democricetodon kaonou* n.sp., *Spanocricetodon janvieri* n.sp., *Prokanisamys benjavuni*, *Potwarmus thailandicus*, *Neocometes orientalis*), deux carnivores, un proboscidien, un périssodactyle et quatre artiodactyles (*Conohyus sindiensis*, *Siamotragulus haripounchai* n.sp., *Stephacemas rucha* et ? *Homoiodorcas* sp.). Le genre *Diatomys* ne montre aucune adaptation au saut et constitue le type d'une nouvelle famille, les Diatomyidae nov. Le genre *Fallomus* appartient peut-être à cette famille. Il constitue en tout cas une forme ancestrale très possible au genre *Diatomys*. L'âge de cette faune est discuté ; il est à placer à la base de la MN4, vers - 18 Ma. L'environnement du gisement de Li Mae Long est analysé. Il s'agit d'une forêt tropicale au bord d'une étendue d'eau très peu profonde.

MOTS CLÉS
mammifères,
Miocène,
Asie,
systématique,
biostratigraphie,
paléoenvironnement.

ABSTRACT
The fauna of Li Mae Long (Lamphun district, Thailand) includes thirty-three Placental Mammals, with five Insectivora (*Thaiagymnura equilateralis* n.g. n.sp., *Hylomys engesseri* n.sp., *Neotetracus butleri* n.sp., Erinaceidae indet. cf. *Mioechinus*, *Scapanulus lampounensis* n.sp.), nine Bats (? *Taphozous* sp., *Megaderma* sp., *Rhinolophus yongyuthi* n.sp., *Hipposideros* (*Brachipposideros*) *khengkao* n.sp., *Hipposideros felix* n.sp., Rhinolophoidea indet., *Ia lanna* n.sp., *Rhizomops mengraii* n.sp., Vespertilionidea indet.), one Scandentia (*Tupaia miocenica* n.sp.), two Primates (? *Nycticebus linglom* n.sp. and *Tarsius thailandica*), eight Rodents (*Ratufa maelongensis*, ? *Atlantoxerus* sp., *Diatomys liensis*, *Democricetodon kaonou* n.sp., *Spanocricetodon janvieri* n.sp., *Prokanisamys benjavuni*, *Potwarmus thailandicus*, *Neocometes orientalis*), two Carnivores, one Proboscidean, one Perissodactyl and four Artiodactyls (*Conohyus sindiensis*, *Siamotragulus haripounchai* n.sp., *Stephanocemas rucha* and ? *Homoiodorcas* sp.). The genus *Diatomys* does not show any adaptation for jumping. It is definitively not a Pedetid and constitutes the type of a new family, the Diatomyidae nov. The genus *Fallomus* belongs perhaps to this family. Nevertheless it presents a good plausible ancestor for *Diatomys*. The age is the beginning of MN4. The environment of Li Mae Long is discussed. It was a tropical forest near a very shallow lake.

KEY WORDS
Mammals,
Miocene,
Asia,
systematics,
biostratigraphy,
paleoenvironment.

INTRODUCTION

Le premier paléontologue français à travailler en Thaïlande fut P. Janvier qui, dès 1976, y rechercha des poissons paléozoïques. Si ses espérances ne furent pas comblées de ce côté, il fut rapidement conscient de la richesse de ce pays en restes d'autres groupes de vertébrés fossiles et organisa, en 1980, une tournée de prospection dans le nord, avec quelques collègues français et thaïlandais et l'aide du *Department of Mineral Resources* de Thaïlande (DMR). L. Ginsburg participa à cette expédition, avec charge d'étudier les éventuels mammifères découverts au cours de cette mission et de celles à venir. En 1982, Y. Ukkakimapan, géologue au DMR, prospectant dans le sud de la province de Lamphun, découvrit à Li Mae Long quelques restes de vertébrés dont un bois de cervidé assez complet pour être déterminé (Ginsburg & Ukkakimapan 1983). La visite du gisement amena la découverte d'une incisive de rongeur (*cf.* Ginsburg *et al.* 1991). Cette découverte incita Ginsburg à récolter quelques kilogrammes de sédiments qui furent confiés à P. Mein. Jaeger, par ailleurs, décrivit facilement quelques restes du rongeur le plus abondant du gisement et établit pour ce dernier une nouvelle espèce, qu'il nomma *Antemus thailandicus* (Jaeger *et al.* 1985). Par ailleurs, la richesse en micromammifères du sédiment étudié à Lyon fut le prétexte d'une autre expédition. En novembre et décembre 1984, B. Ratanasthien, P. Mein et L. Ginsburg exploitèrent le gisement. P. Mein distingua deux niveaux à rongeurs, séparés par environ 1 m. Le niveau supérieur fut à peine exploité. Il renfermait principalement des restes d'oiseaux (Cheneval *et al.* 1984, 1991). Les années suivantes, L. Ginsburg retourna seul à Li, d'où il préleva, en cinq campagnes d'un mois et demi chacune, environ seize tonnes d'argiles du niveau inférieur, qui furent lavées dans les locaux du DMR au campus universitaire de Chiangmai et triées à Lyon. Quelques notes préliminaires ont été publiées (Mein & Ginsburg 1985 ; Ginsburg & Mein 1987 ; Ginsburg 1988 ; Mein *et al.* 1990 ; Ginsburg *et al.* 1991). Nous donnons ici les résultats complets de nos recherches. L'abréviation T Li qui précède les numéros de collection signifie Thaïlande Li ; les micromammifères sont en dépôt temporaire à l'université

Claude Bernard, Lyon I ; les macromammifères sont en dépôt temporaire au laboratoire de Paléontologie du MNHN.

Classe MAMMALIA Linné, 1758
Infraclasse METATHERIA Huxley, 1880
Ordre MARSUPIALIA Illiger, 1811
Famille DIDELPHIDAE Gray, 1821
Genre *Siamoperadectes*
Ducrocq, Buffetaut, Buffetaut-Tong, Jaeger, Jongkanjanasoonthorn *et* Sutteethorn, 1992

ESPÈCE-TYPE. — *Siamoperadectes minutus* Ducrocq *et al.*, 1992.

Siamoperadectes minutus Ducrocq *et al.*, 1992
(Fig. 1)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M1 g (T Li 99) = 1,50 × 1,78 (Fig. 1).
Fragment lingual de molaire supérieure.

DESCRIPTION
La M1 complète est une dent typique de Marsupial. Elle montre la dilambdodontie marsupiale caractérisée par un paracône et un métacône en position relativement centrale dans la dent. Le métacône est un peu plus haut que le paracône. Les styles labiaux sont nuls ou indistincts ; à la limite on devine l'emplacement des trois cuspides stylaires (antérieure, médiane et postérieure), mais elles ne sont pratiquement pas renflées. Il n'y a pas non plus de conules (paraconule et métaconule) individualisés. Nous interprétons cette dent comme une M1 en raison de sa relative grande longueur par rapport à sa largeur, et de ses bords antérieur et postérieur dissymétriques, le métastyle étant plus pointu que le parastyle.
Contrairement à la dent-type de l'espèce, une M3 (Ducrocq *et al.* 1992), notre M1 est dépourvue de cingulum distal. Les dimensions sont compatibles avec l'espèce déjà décrite.

DISCUSSION
Cet animal ressemble effectivement à un Didelphidae et, comme l'ont noté Ducrocq *et al.* (*op. cit.*), se distingue des formes déjà connues par la faiblesse des styles vestibulaires. Le fait que le métacône soit plus haut que le paracône et que la centrocrista ne soit pas rectiligne tend à souligner que *Siamoperadectes* est bien à rattacher à la famille des Didelphidae et non au groupe archaïque des Pediomyidae.
On peut rappeler qu'avant cette découverte, les marsupiaux n'étaient connus au Cénozoïque en Asie que par une dent provenant de l'Oligocène de Zaissan au Kazakstan (Gabunia *et al.* 1985, 1990) et nommée *Asiadidelphis zaissanensis.*

Infraclasse EUTHERIA Gill, 1872
Ordre INSECTIVORA Bodwich, 1821
Famille ERINACEIDAE Bonaparte, 1828
Sous-famille ECHINOSORICINAE Cabrera, 1925
Genre *Thaiagymnura* n.g.

DIAGNOSE. — Celle de l'espèce-type, *Thaiagymnura equilateralis* n.sp.

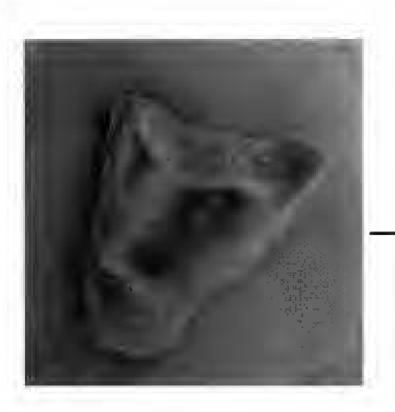



FIG. 1. — *Siamoperadectes minutus* : M1 gauche (T Li 99), face occlusale (en stéréo).

Thaiagymnura equilateralis n.sp. (Fig. 2)

TYPE. — M3 (T Li 104).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — En raison du profil occlusal bien rectangulaire des deux premières molaires supérieures.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
C1 d (T Li 100) L × l × h = 1,74 × 0,84 × 1,81 (Fig. 2A).
M1 d (T Li 101) = 2,56 × 2,96.
M1 d (T Li 102) = 2,80 × 3,06 (Fig. 2B).
M2 g (T Li 103) = 1,99 × 2,60 (Fig. 2C).
M3 g (T Li 104, holotype) = 1,65 × 1,92 (Fig. 2D).
m2 g (T Li 105) = 2,59 × 1,73 (Fig. 2E).

DIAGNOSE. — M3 de grande taille, en forme de triangle équilatéral, et totalement dépourvue d'hypocône. Sur les molaires supérieures M1 et M2, le métaconule est incorporé dans la postprotocônecrista et l'hypocône est relié à cette postprotocônecrista à un niveau relativement lingual ; une ébauche de posthypocônecrista rejoint le cingulum basal. Molaires inférieures à cingulum postérieur réduit ne dépassant pas le milieu de la dent et n'atteignant pas l'hypolophide.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — La M3 se distingue de celles de *Galerix* et de *Schizogalerix*, en forme de triangle beaucoup plus resserré ; de celles d'*Hylomys suillus* et de *Neotetracus* dotées d'un hypocône confluant avec le métacône ; enfin, de celle de *Lanthanotherium* à l'hypocône bien individualisé et bien séparé du métacône. Elle se distingue également d'*Echinosorex* chez qui on observe une multiplication du nombre des cuspides distales et qui est beaucoup plus grand.

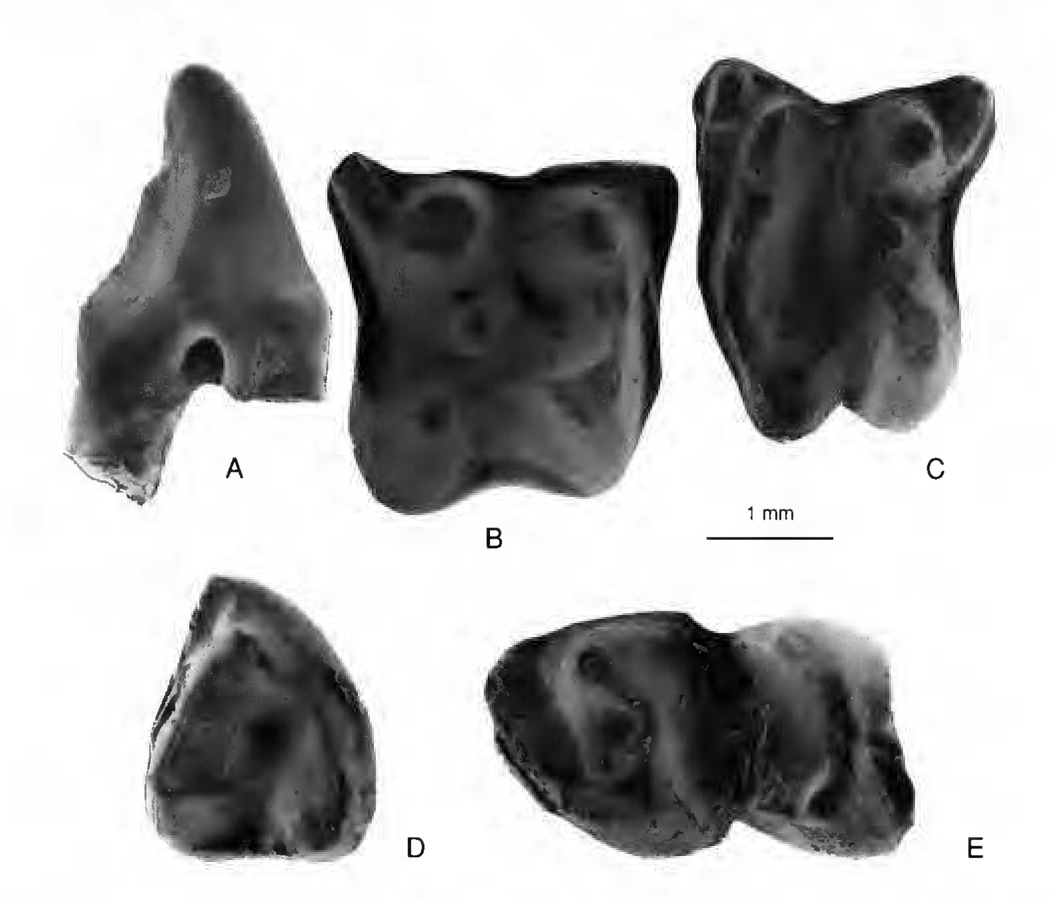


FIG. 2. — *Thaiagymnura equilateralis* n.sp. : **A**, C1 droite (T Li 100), face linguale ; **B**, M1 droite (T Li 102) ; **C**, M2 gauche (T Li 103) ; **D**, M3 gauche (T Li 104, holotype) ; **E**, m2 gauche (T Li 105). Sauf indication contraire, toutes les figures sont en vue occlusale.

DESCRIPTION
La canine supérieure est biradiculée, simple, sans cuspide accessoire, étroite, relativement haute. Ses racines semblent être implantées verticalement.
La M1 montre un contour occlusal presque rectangulaire, où le diamètre vestibulo-lingual n'excède que de peu le diamètre mésio-distal. Cependant, le contour de la dent est légèrement trapézoïdal car la face vestibulaire est légèrement plus longue que la face linguale. Le métastyle est court, légèrement saillant. Le paracône et le métacône sont de même hauteur et séparés l'un de l'autre par une vallée relativement profonde où court une centrocrista faible et rectiligne. La région parastylaire n'est pas soulevée en cuspides. L'hypocône est plus bas et moins volumineux que le protocône. Une posthypocônecrista distale très faible rejoint le cingulum distal. Le cingulum vestibulaire et le cingulum mésial sont larges et continus. Il existe enfin un petit cingulum lingual entre le protocône et l'hypocône.
La M2, de contour plus rectangulaire que la M1, montre des faces vestibulaire, distale et linguale concaves. Elle diffère de la M1 par la présence d'un parastyle soulevé et par l'individualisation d'un renflement paraconulaire. Le métaconule est, comme sur la dent précédente, pyramidal et relié à la fois au protocône et au paracône. Le bord distal de la dent est plus court que son bord proximal. Contrairement à la M1, l'hypocône n'émet pas de posthypocônecrista. Par contre, l'hypocône rejoint le métalophe (= postprotocônecrista) presque au niveau du métaconule. Le cingulum mésial et le cingulum distal sont présents mais très effacés. En revanche il n'y a pas de cingulum vestibulaire.
La M3 a la forme d'un triangle équilatéral. Elle comprend les trois cuspides classiques ainsi qu'un petit parastyle et un cingulum mésial. Un petit cingulum descend du métacône sur la face disto-linguale. Contrairement aux autres M3 d'Echinosoricinae du même gisement, cette dent est dépourvue d'hypocône.
Les molaires supérieures ont toutes trois racines. La racine linguale n'est pas divisée, mais présente néanmoins un sillon médian sur sa face linguale, sillon qui annonce une subdivision prochaine en deux racines.
La m2 a la structure banale d'un Echinosoricinae. Le paraconide est presque transverse, le trigonide très étroit, le cingulum vestibulaire très faible, tandis que le cingulum postérieur est court et s'arrête au milieu de la face distale de la dent sans atteindre l'hypolophide.

DISCUSSION
Le genre le plus proche de notre nouveau genre *Thaiagymnura* paraît être *Hylomys*, dont il se sépare principalement par : (1) la non-bifurcation de la racine linguale des molaires supérieures ; (2) le parastyle non saillant, à peine ébauché, de M1 ; (3) le non-creusement d'une fosse distale à l'arrière du métalophe ; (4) l'absence d'hypocône sur M3.
Ajoutons que les dents rapportées à *Thaiagymnura equilateralis* sont toutes d'une taille nettement supérieure à toutes les autres dents d'Echinosoricinae du gisement de Li.

Genre *Hylomys* Muller, 1839

ESPÈCE-TYPE. — *Hylomys suillus* Muller, 1839.

Hylomys engesseri n.sp.
(Figs 3, 4)

TYPE. — M3 droite (T Li 113).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — En l'honneur du grand paléontologue bâlois Burkart Engesser qui a beaucoup travaillé sur les Echinosoricinae et qui nous a toujours enchanté par l'abondance et la splendeur de son iconographie.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
C1 d (T Li 106) = > 1,16 × 0,57 × 1,06.
C1 g (T Li 106) = 1,45 × 0,56 × 1,20 (Fig. 3A).
P1 g (T Li 107) = 0,79 × 0,52 (Fig. 3B).
P2 d (T Li 108) = 1,10 × 0,74 (Fig. 3C).
P2 g (T Li 108) = 1,10 × 0,67
P3 g (T Li 109) = 1,11 × 0,80 (Fig. 3D).
3 P4 d (T Li 110) incomplètes (parties linguales), longueurs linguales : 1,28, 1,34, 1,51.
4 P4 g (T Li 110) incomplètes (parties linguales), longueurs linguales : 1,28, 1,29 (Fig. 3H), 1,34, 1,39.
M1 d (T Li 111) = 2,30 × 2,67.

M1 d (T Li 111) = 2,37 × 2,47 (Fig. 3G).
M1 d (T Li 111) = 2,49 × 2,54.
M1 g (T Li 111) = 2,32 × 2,60.
M2 d (T Li 112) = 2,02 × 2,36 (Fig. 3F).
M2 g (T Li 112) = 2,01 × 2,40.
M2 g (T Li 112) = 1,94 × 2,26.
M2 g (T Li 112) = 2,03 × 2,05.
M3 d (T Li 113, holotype) = 1,26 × 1,61 (Fig. 3E).
M3 g (T Li 114) = 1,36 × 1,70.
M3 g (T Li 114) = 1,43 × 1,80.
M3 g (T Li 114) = 1,50 × 1,54.
p2 g (T Li 115) = 1,55 × 0,72 (Fig. 3I).
p3 d (T Li 116) = 1,53 × 0,91 (Fig. 3J).
p4 d (T Li 117) (à hypoconide brisé) = 1,75 × 0,98 (Fig. 3K).
p4 d (T Li 117) = ? × 0,91.
p4 g (T Li 117) = ? × 0,94.
p4 g (T Li 117) = ? × 0,97.
m1 d (T Li 118) = 2,64 × 1,47 (Fig. 4A).
m2 d (T Li 119) = 2,17 × 1,43.
m2 d (T Li 119) = 2,31 × 1,47 (Fig. 4B).
m2 d (T Li 119) = 2,36 × 1,48.
m2 d (T Li 119) = 2,28 × ?.
m2 g (T Li 119) = 2,37 × 1,50.
m3 d (T Li 120) = 1,78 × 1,14.
m3 d (T Li 120) = 1,87 × 1,02.
m3 g (T Li 120) = 1,82 × 1,10 (Fig. 4C).
m3 g (T Li 120) = 1,87 × 1,05.
DP3 g (T Li 121) = 1,62 × 1,02.
DP3 g (T Li 121) = 1,71 × 0,87 (Fig. 4D,E).
DP3 g (T Li 121) = ? × 0,88.
dp3 d (T Li 122) = 1,19 × 0,58.
dp3 g (T Li 122) = 1,10 × 0,57.
dp3 g (T Li 122) = 1,22 × 0,53 (Fig. 4F).
dp4 g (T Li 123) = 1,73 × 0,85 (Fig. 4G).
dp4 g (T Li 123) = ? × 0,88.
fragment mandibulaire droit (T Li 124) avec sept alvéoles correspondant aux trois molaires : hauteur sous la m1 = 2,25 ; longueur alvéolaire m1-m3 = 6,35.

DIAGNOSE. — *Hylomys* plus petit que *Hylomys suillus*. Molaires supérieures et P4 n'ayant qu'une seule racine linguale ; P3 réduite mais ayant conservé trois racines. M3 en forme de triangle dont le plus petit côté corres-

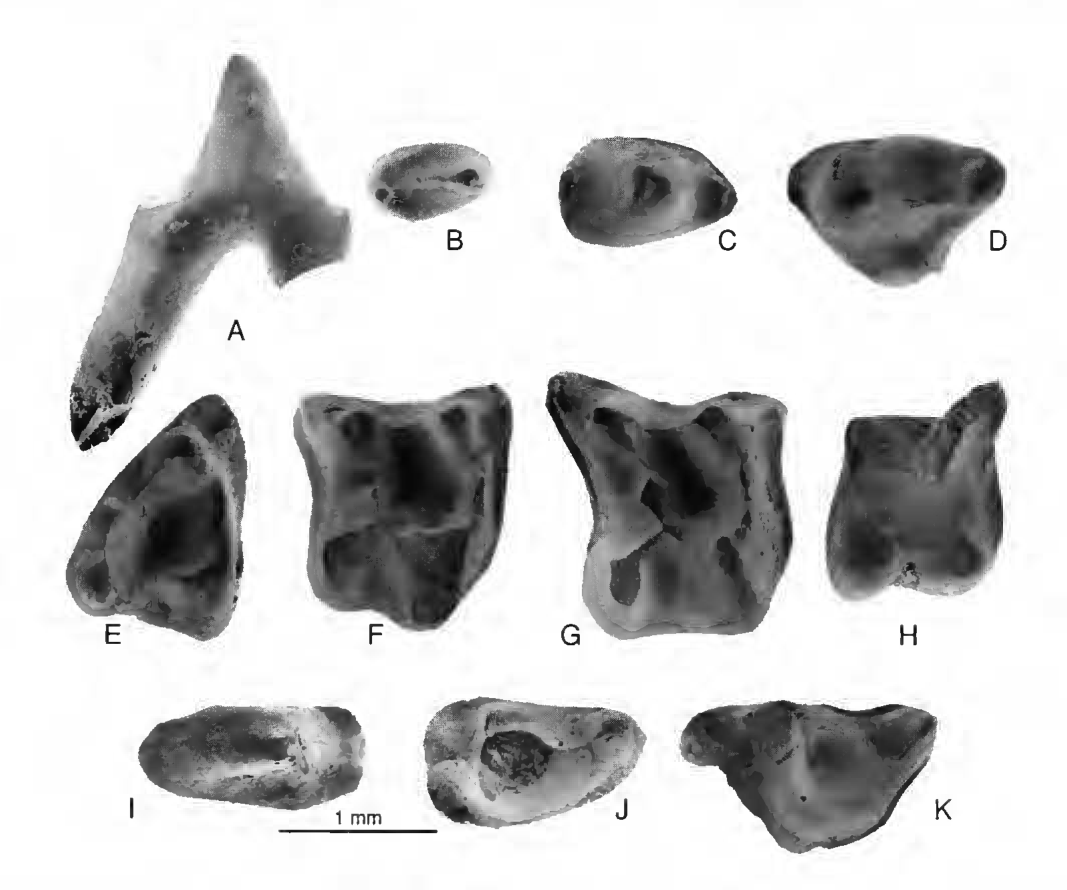


FIG. 3. — *Hylomys engesseri* n.sp. : **A**, C1 gauche (T Li 106), face linguale ; **B**, P1 gauche (T Li 107) ; **C**, P2 droite (T Li 108) ; **D**, P3 gauche (T Li 109) ; **E**, M3 droite (T Li 113, holotype) ; **F**, M2 droite (T Li 112) ; **G**, M1 droite (T Li 111) ; **H**, P4 gauche (T Li 110) ; **I**, p2 gauche (T Li 115) ; **J**, p3 droite (T Li 116) ; **K**, p4 droite (T Li 117).

pond à la face postéro-linguale. L'hypocône est séparé du métacône par une petite vallée. Les prémolaires inférieures sont biradiculées.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — *Hylomys engesseri* se distingue aisément de *Lanthanotherium* par le fait que M1 et M2 ont un métaconule bien inséré sur la post-protocônecrista au lieu d'être isolé.

DESCRIPTION

La canine supérieure est simple, légèrement recourbée en arrière et biradiculée. La racine antérieure est verticale tandis que la racine postérieure est plus inclinée vers l'arrière. La pointe se trouve au milieu de la dent. Le flanc postérieur de la dent est plus abrupt que l'antérieur, entraînant un petit replat distal plus important que le replat mésial. Sur la face antérieure de la dent, une petite surface d'usure correspond à l'action de la dent antagoniste (la canine inférieure). Par contre, sur un spécimen, une petite facette d'usure à la base de la dent correspond à une surface de contact. Sur le plus petit des deux spécimens, un léger bombement, plus important sur une face (l'externe *a priori*) que sur l'autre, permet de déterminer une canine droite. L'autre spécimen, trop symétrique, ne permet pas la distinction.

La P1 est une dent simple, basse, et présente un léger soulèvement cingulaire à l'arrière ; elle est biradiculée.

La P2 droite est un peu plus grande, mais s'en distingue surtout par la présence supplémentaire d'un soulèvement cingulaire antérieur. La dent est légèrement élargie à l'arrière. Elle présente un petit cingulum sur la face linguale qui est marqué par deux facettes d'usure superposées. L'autre spécimen attribué à une P2 en diffère par une parfaite symétrie entre la face interne et la face externe. De même, les soulèvements cingulaires antérieur et postérieur sont parfaitement médians, si bien qu'il ne nous a pas été possible de savoir s'il s'agissait d'une dent droite ou d'une dent gauche. À la limite, il est possible que ce spécimen soit une DP2.

Une petite dent triangulaire munie de trois racines semble bien être une P3. La couronne se termine en avant par un petit cingulum antérieur décomposé en une partie linguale et une partie labiale. La dent possède, en arrière de la pointe principale et réunie à elle par une crête coupante, une petite cuspide accessoire postérieure se prolongeant du côté postéro-lingual par une crête cingulaire.

Aucune P4 entière ne nous est parvenue. Cependant quinze portions linguales, dont sept ont pu être mesurées, montrent un hypocône et un protocône et doivent appartenir à des P4. Le protocône est plus gros et légèrement plus lingual que l'hypocône. On observe un cingulum distal en arrière de l'hypocône. Le protocône et l'hypocône peuvent être réunis par une petite crête basse et rectiligne. Un petit cingulum mésial relie aussi la base du protocône au paracône.

La M1 est représentée par sept spécimens plus ou moins complets, dont quatre ont pu être mesurés. Une certaine variabilité existe entre ces dents. Toutes présentent, à la différence de *Thaiagymnura equilateralis*, un petit parastyle bien saillant et un métaconule toujours réuni au protocône et au métacône par une petite crête ; en revanche, ce métaconule est presque conique sur trois spécimens et plutôt pyramidal sur trois autres ; quatre spécimens ont un paraconule tandis que trois n'en ont même pas trace. Le protocône est très haut et en position bien antérieure. La crête antérieure de l'hypocône rejoint toujours le métalophe (= post-protocônecrista). Un spécimen montre une post-hypocônecrista très fine ; les autres en sont totalement dépourvus. Le bord vestibulaire est légèrement concave et un peu plus long que le bord lingual. Les formations cingulaires sont toutes présentes, mais courtes et très faibles. Le métastyle est bien saillant et relativement long.

La M2 est représentée par cinq spécimens dont quatre mesurables. La face vestibulaire est concave, le parastyle légèrement saillant tandis que le métastyle est court et très recourbé. La préprotocônecrista peut s'élargir en véritable paraconule. Le métaconule est toujours net, plutôt conique et situé sur la postprotocônecrista. L'hypocône est plus bas que le protocône et rejoint la postprotocônecrista. Une dent montre une ébauche post-hypocônecrista.

La M3 est bien triangulaire avec un protocône très pincé. Il y a un parastyle saillant, prolongé par un cingulum mésial, et rattaché d'autre part à la base du paracône. Une profonde vallée sépare le paracône du métacône. Le paracône est bien

plus haut que le métacône. En arrière du métacône et en position plus linguale se trouve une cuspide supplémentaire que Storch & Qiu Zhuding (1991) interprètent comme un hypocône. Cette cuspide a une hauteur égale ou légèrement supérieure à celle du métacône. La préprotocônecrista est haute et aboutit sur la base du protocône tandis que la postprotocônectista est basse et aboutit sur la cuspide supplémentaire. Bien que voisins, le métacône et l'hypocône sont séparés par une vallée comme chez *Lanthanotherium* et contrairement à l'*Hylomys suillus* actuel et à *Neotetracus*, chez qui ces cuspides sont coalescentes.

Toutes nos molaires supérieures ont trois racines, la racine linguale n'étant jamais dédoublée.

La p2 est une dent biradiculée, étroite et allongée, montrant en avant de la pointe principale un paraconide vestigial et un cingulum distal à peine indiqué.

La p3 est biradiculée, bâtie comme la précédente, mais le paraconide est plus important et plus long. De la pointe principale descend vers l'arrière et lingualement une petite crête et il y a un cingulum distal renflé dans sa partie médiane.

La p4, biradiculée comme la p3, présente une pointe pyramidale, élevée et placée au milieu de la dent. Une crête en descend vers l'avant et se soulève en un paraconide pointu et bas, plus long que sur p3. Du côté lingual une crête descendante marque à mi-hauteur un replat qui semble remplacer le métaconide. Cette crête continue ensuite sa descente presque à la verticale et se termine vers l'arrière de la dent sur le bord lingual. La partie distale de la dent est légèrement soulevée en une crête cingulaire. Cette crête cingulaire est élevée dans sa partie médiane et se rattache à la base du protoconide.

La m1 est une dent allongée, au paraconide petit, peu oblique et peu recourbé. Comme sur les autres molaires inférieures, le métaconide est antérieur au protoconide. Le talonide est plus long que le trigonide et la crista obliqua est en position très labiale. Le paraconide est la plus

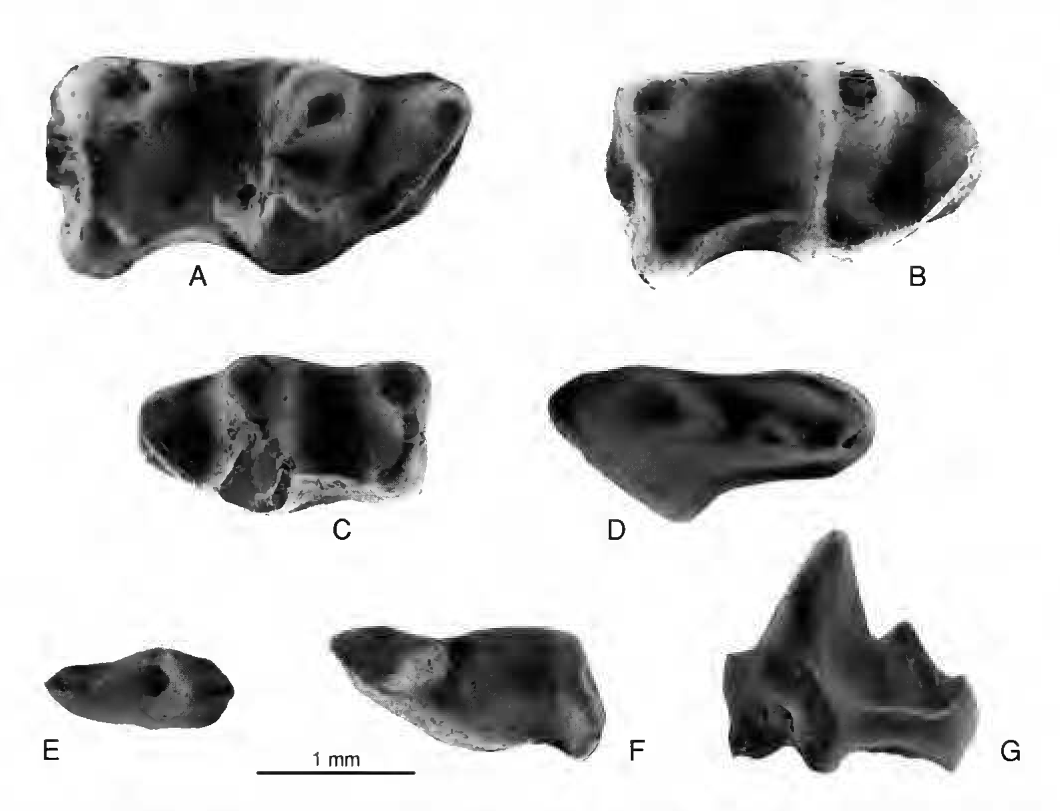


FIG. 4. — *Hylomys engesseri* n.sp. : **A**, m1 droite (T Li 118) ; **B**, m2 droite (T Li 119) ; **C**, m3 gauche (T Li 120) ; **D**, **E**, DP3 gauche (T Li 121), faces occlusale et linguale, respectivement ; **F**, dp3 gauche (T Li 122) ; **G**, dp4 gauche (T Li 123).

basse des trois cuspides antérieures, tandis que le métaconide est la plus haute. La face labiale est occupée par un cingulum continu mais peu épais. Le cingulum postérieur est court dans la partie moyenne de la dent, et bas. Il ne rejoint pas l'hypolophide (contrairement à *Neotetracus* chez qui ce cingulum rejoint l'hypolophide).
La m2 se différencie de la m1 par la forme du paraconide qui est plus bas et plus transversal, et elle ne s'élargit pas au niveau du talonide qui est plus étroit que le trigonide. Le métaconide est légèrement plus en avant que le protoconide. Il y a toujours un cingulum continu sur la face labiale. La longueur du talonide est nettement plus grande que celle du trigonide. L'entoconide est plus haut que l'hypoconide et le cingulum postérieur est toujours limité à la région moyenne de la dent et n'atteint pas l'hypolophide. Cependant, il semble l'avoir atteint sur les dents à forte usure.
Sur m3 le paraconide est très bas, très arqué, le métaconide est au même niveau que le protoconide, mais reste plus haut. Le talonide est long, étroit, et même plus étroit que le trigonide. Il n'y a pas de cingulum postérieur et l'hypoconide est situé à l'angle vestibulo-distal de la dent et est donc légèrement saillant. La distance entre l'hypoconide et l'entoconide est un peu plus grande que la largeur de l'avant du talonide.

Dents lactéales supérieures
Trois dents, également munies de trois racines et beaucoup plus allongées que les P3, ont été interprétées comme des DP3. Elles présentent, en arrière de la pointe principale (paracône) haute, une pointe secondaire (métacône), et encore plus en arrière une petite pointe cingulaire postérieure basse (métastyle). Ces trois pointes sont réunies par une crête coupante. L'avant montre un parastyle minuscule. Un petit bombement lingual correspond à un protocône sur un spécimen alors que sur les deux autres il n'y a à cet emplacement qu'un léger cingulum. N'ayant jamais eu à notre disposition de dents latérales supérieures d'Echinosoricinae, c'est la comparaison avec le riche matériel de DP3 de *Galerix* du gisement de la Grive-Saint-Alban qui nous a permis cette détermination. La dent correspondante de *Galerix* est simplement un peu plus large proportionnellement mais montre les mêmes éléments, particulièrement l'étonnante pointe accessoire postérolabiale (métacône), ainsi qu'un petit bombement lingual (protocône). La DP3 du genre voisin *Deinogalerix* a été figurée par Butler (1980, fig. 1a).

Dents lactéales inférieures
La dp2 est une petite dent biradiculée, simple, dépourvue de crête métaconidienne et de crête cingulaire distale. Seul un petit renflement l'indique au milieu de la dent.
La dp3 est biradiculée comme dp2. Elle est légèrement plus grande et très étroite à l'avant. Le paraconide est rectiligne. L'arrière de la dent est un peu élargi et occupé par un cingulum bas et légèrement renflé en son milieu. La pointe principale se trouve légèrement décalée dans la partie antérieure de la dent. Comme sur la p2, il n'y a pas trace de crête métaconidienne.
La dp4 a une structure comparable à celle de p4, mais en plus gracile et au contour occlusal plus sigmoïde, l'extrémité du paraconide étant légèrement oblique lingualement. Le renflement du métaconide est plus fort et plus net que sur la p4. La crête descendant de la pointe du protoconide se termine par un replat indiquant le métaconide comme sur p4, mais à l'inverse de cette dernière, elle ne se prolonge pas plus bas. Enfin le cingulum distal est plus bas.

Discussion
Cette espèce peut raisonnablement figurer dans l'ascendance d'*Hylomys suillus*, seule espèce actuelle connue du genre et déjà présente dans le Miocène supérieur de Lufeng (Storch & Qiu Zhuding 1991). Elle s'en distingue en effet par des caractères qui tous semblent plésiomorphes. La tendance chez les Echinosoricinae est dans la réduction des prémolaires et l'augmentation du volume des molaires. Or, on constate, sur la forme actuelle par rapport à celle de Li, la simplification des racines des prémolaires et, au contraire, le dédoublement de la racine linguale des molaires supérieures, l'isolement du métaconule qui n'est jamais isolé ni indépendant chez aucune forme oligocène et le développement de la posthypocônecrista qui rejoint le cingulum basal. Ce caractère appartient seulement au

Miocène moyen chez *Lanthanotherium*, au Miocène supérieur chez *Galerix* et est actuellement la règle chez *Hylomys*, *Neotetracus* et *Neohylomys*.

Genre *Neotetracus* Trouessart, 1909

ESPÈCE-TYPE. — *Neotetracus sinensis* Trouessart, 1909.

Neotetracus butleri n.sp.
(Fig. 5)

TYPE. — M2 droite (T Li 126).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

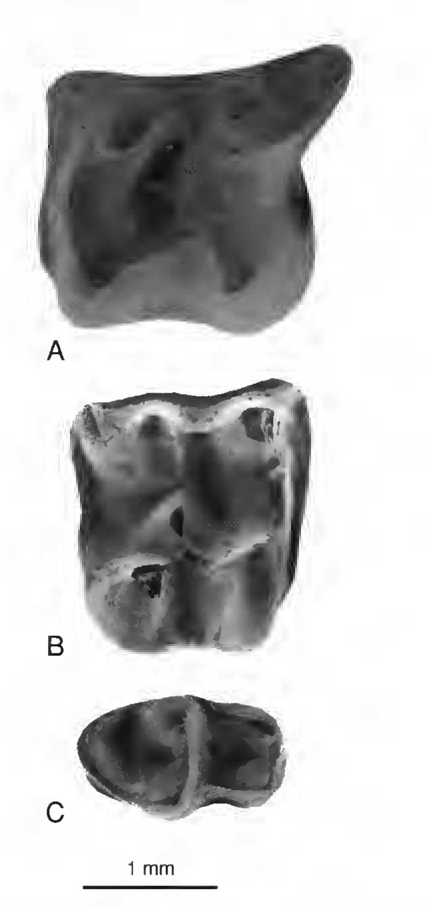


FIG. 5. — *Neotetracus butleri* : **A**, M1 gauche (T Li 125) ; **B**, M2 droite (T Li 126, holotype) ; **C**, m3 gauche (T Li 128).

DERIVATIO NOMINIS. — En l'honneur de Percy M. Butler dont, depuis plus d'un demi-siècle, les travaux sur les insectivores font autorité.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M1 g (T Li 125) = 2,23 × 2,40 (Fig. 5A).
M2 d (T Li 126, holotype) = 1,86 × 2,15 (Fig. 5B).
M2 g (T Li 127) (moitié post.) = ? × 2,15.
m3 g (T Li 128) = 1,70 × 1,02 (Fig. 5C).

DIAGNOSE. — M2 à métaconule bien relié au protocône et au métacône par une crête continue et posthypocônecrista plus développée que chez les deux autres Echinosoricinae de Li. M1 à contour moins oblique que sur l'espèce-type et à espace entre le métaconule et le bord distal plus réduit et non creusé en cuvette. Cingulum labial plus faible sur M2 et surtout sur M1 que chez la forme actuelle.

DESCRIPTION

La M1 a un contour rectangulaire, un parastyle net mais non saillant, un métastyle saillant et pas de paraconule. Le métaconule est conique, se trouve sur le métalophe (= posthypocônecrista) et rejoint le métacône. La préhypocônecrista rejoint aussi le métalophe, mais en arrière du métaconule. La posthypocônecrista rejoint le cingulum distal. Par rapport à la M1 de *Hylomys*, notre M1 se distingue par des vallées moins larges, un métastyle plus long et une région parastylaire plus en relief.

La M2 montre un contour subrectangulaire avec un bord lingual à peine plus rétréci que le bord labial. Il y a un paraconule faible. Le métalophe est pratiquement parallèle au paralophe, la cuvette centrale est étroite et la posthypocônecrista est bien développée et rejoint le cingulum distal. Enfin les formations cingulaires sont bien développées sur les faces antérieure, labiale et distale.

La m3 a un paraconide très arqué qui se referme presque sur la base du métaconide. Le talonide est court, dépourvu de cingulum distal et les deux tubercules (hypoconide et entoconide) relativement voisins (à l'encontre des genres précédents) donnent au talonide un contour occlusal assez arrondi.

DISCUSSION

Ces dents, homogènes par la taille, sont morphologiquement identiques à celles de *Neotetracus sinensis*. On soulignera en particulier la postprotocônecrista des molaires supérieures conti-

nue, et celle, courte et resserrée, du talonide de la m3. C'est donc bien au genre *Neotetracus* que l'on doit attribuer notre petite forme de Li.

On remarquera enfin que chez *Tetracus* les molaires sont plus rectangulaires, le paraconule plus fort, le métaconule plus gros et plus triangulaire tandis que les molaires inférieures n'ont pas de cingulum. Il semble donc que les genres *Tetracus* et *Neotetracus* ne sont pas apparentés. Cette opinion ne suit pas la révision récente de Frost *et al.* (1991) qui ne considèrent qu'un seul genre valide, *Hylomys*, pour les petits Echinosoricinae.

Sous-famille ERINACEINAE Gill, 1872
Erinaceinae indet. cf. *Mioechinus* Butler, 1948
(Fig. 6)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
P3 d (T Li 129), moitié labiale, L vestibulaire = 2,50, L anatomique reconstituée = 2,25 (Fig. 6A).
c1 g (T Li 130) = 2,30 × 1,54 (Fig. 6B-D).
m1 g (T Li 131), fragment postérieur du trigonide, l de ce fragment = 2,46.

DESCRIPTION

P3 ; un seul fragment vestibulaire nous est parvenu. Ce fragment surprend par le parastyle extraordinairement saillant en avant. Un parastyle à même position antérieure n'est connu que chez la P3 de *Mioechinus sansaniensis* (*cf.* Mein 1958, fig. 16 où il le figure sous le nom d'Erinaceinae 1) et sur le *Mioechinus tobieni* de Eskihisar (Engesser 1980, fig. 21) où ce parastyle est cependant plus épais et moins détaché du reste de la dent. En arrière, l'ensemble paracône-métacône-métastyle est particulièrement mince et gracile.

La canine inférieure est une dent uniradiculée dont la racine est oblique et située très en arrière de la dent, indiquant par là que la dent chevauchait la dernière incisive. La dent est basse, cou-

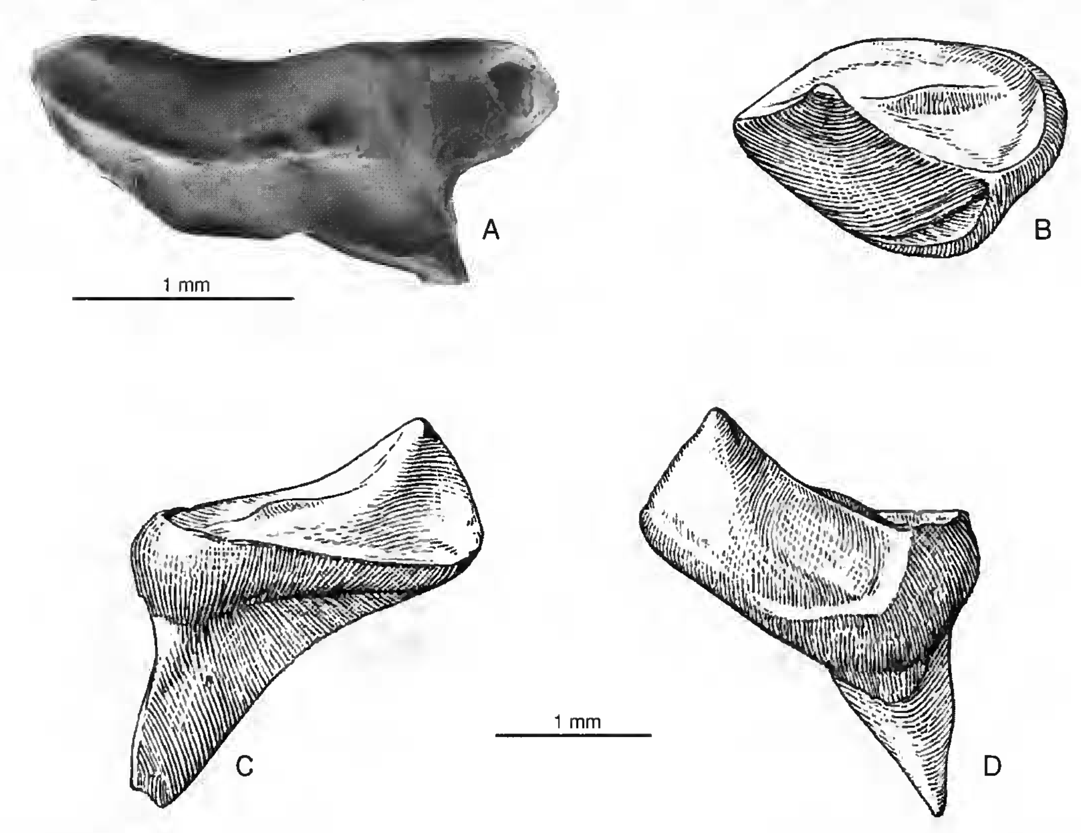


FIG. 6. — cf. *Mioechinus* sp. : **A**, P3 droite (T Li 129), moitié labiale ; **B-D**, c1 gauche (T Li 130), faces occlusale (**B**), linguale (**C**) et labio-distale (**D**).

chée vers l'avant. Sa seule pointe, aiguë, est située dans le tiers antérieur de la dent. De cette pointe descend une arête antérieure courte et une crête postérieure longue et légèrement arquée, qui se recourbe à l'extrémité distale en un cingulum lingual épais, mais donne aussi un cingulum labial moins accentué. De la pointe unique descend aussi l'ébauche d'une seconde crête, plus linguale que la précédente.
Le fragment de molaire inférieure est interprété comme appartenant à une m1 en vertu de la position de son métaconide, légèrement décalé en avant par rapport au protoconide ainsi que des bords lingual et labial de la dent qui, au niveau conservé de cette dent, sont rectilignes et parallèles. Sa taille correspond exactement à ce qu'on peut attendre de celle de la P3 et de la canine inférieure.

Famille TALPIDAE Gray, 1825
Genre *Scapanulus* Thomas, 1912

ESPÈCE-TYPE. — *Scapanulus oweni* Thomas, 1912.

Scapanulus lampounensis n.sp.
(Fig. 7)

TYPE. — M2 droite (T Li 133) = 2,15 × 2,44 mm.

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — De Lamphun, capitale de la province où se trouve Li.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
P4 d (T Li 132) = 1,93 × 1,34 (Fig. 7A).
M2 d (T Li 133, holotype) = 2,15 × 2,44 (Fig. 7B).
m1 d (T Li 134) fragmentaire (reste seulement le trigonide), hauteur du protocônide = 2,37, dimensions du trigonide, sans les cingulums = 0,93 × 1,38, avec les cingulums = 1,02 × 1,50 (Fig. 7C).
m2 d (T Li 135) privée de ses cingulums = 1,56 × 1,03.

DIAGNOSE. — *Scapanulus* dont la M2 montre un protocône pincé et à position très antérieure. Les conules (paraconule et métaconule) sont beaucoup plus faibles que chez *Scapanulus oweni*.

DESCRIPTION
La P4 est une dent triangulaire, au protocône bas, réduit et à position antérieure. Elle est triradiculée et dépourvue de tout parastyle.
La M2 (type), triradiculée, montre un très fort parastyle, des crêtes vestibulaires bien pointues, un métacône légèrement plus haut que le paracône, un mésostyle long et dédoublé mais dont la crête médiane ne s'abaisse pas entre les deux mésostyles, une postmétacônecrista légèrement plus petite que la prémétacônecrista. Il existe aussi un petit mésostyle. Le protocône est fortement déplacé vers l'avant de la moitié antérieure de la dent. Toute la partie linguale de la dent est pincée, limitée à sa moitié antérieure. On note un vestige de métaconule à la base du métacône, à l'endroit où se termine la postprotocônecrista qui

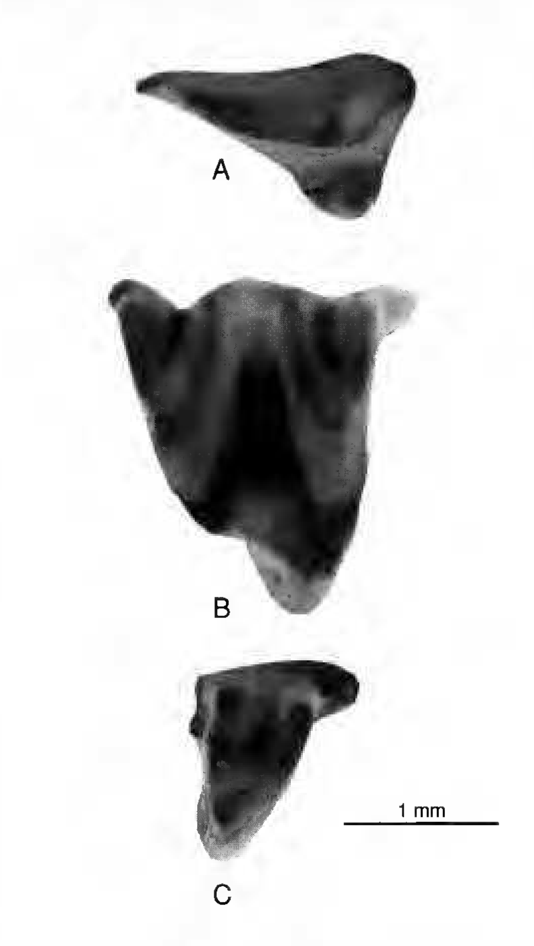


FIG. 7. — *Scapanulus lampounensis* n.sp. : **A**, P4 droite (T Li 132) ; **B**, M2 droite (T Li 133, holotype) ; **C**, m1 droite (T Li 134) incomplète.

ne se poursuit donc pas en un métacingulum. Du côté antérieur demeure un vestige encore plus réduit de paraconule à la base du paracône. Enfin, la dent est dépourvue de cingulum mésial et la postfosse (ou fosse centrale) est très creusée par rapport au paraflexus et au métaflexus.
La molaire inférieure incomplète est une dent haute, brisée juste en arrière du trigonide. Ce trigonide est très comprimé antéro-postérieurement, le paraconide est plus bas et plus étroit à sa base que le métaconide, tandis que le protoconide est nettement plus haut. Ce trigonide montre encore un cingulum mésial saillant, bas et limité à l'angle antéro-lingual de la dent. En arrière, sur la paroi distale du trigonide, plus exactement au flanc distal du métaconule, c'est-à-dire très lingualement, s'observe le départ d'une cristide oblique et basse qui est la préhypoconidecrista. De l'insertion très basse de cette crête on peut en conclure que la vallée linguale entre le métaconide et l'entoconide devait être beaucoup plus profonde que celle formée entre le paraconide et le métaconide.
La molaire inférieure droite complète est extrêmement arasée, ses cuspides sont brisées, ses cingulums ont disparu, ainsi que l'émail de sa face linguale. Elle offre cependant un contour caractéristique de m2 de Talpidae (trace d'un petit hypoconulide et crista obliqua diagonale). La largeur du talonide est équivalente à celle du trigonide. En raison de l'usure des cingulums, les dimensions réelles doivent être supérieures à celles mesurées. Elle pourrait ainsi s'accorder, malgré des dimensions peut-être un peu petites, à notre *Scapanulus* de Li.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES
Les trois premiers restes décrits ci-dessus appartiennent à une même petite forme de Talpidae, et même de Talpinae, en raison du protocône pincé et de l'absence de paraconule et de métaconule sur M2. En l'absence de toute formule dentaire connue, reste la possibilité d'appartenir à deux groupes de Talpinae : les Urotrichini ou les Scalopini.
À l'intérieur de la tribu des Urotrichini, notre forme fossile de Thaïlande diffère d'*Urotrichus* qui possède un fort protoconule sur M2, de *Neurotrichus* et de *Qyania* qui ont un métacingulum rejoignant le métastyle, enfin de *Paratalpa* dont la crête séparant les deux mésostyles s'abaisse beaucoup plus et dont le protocône est très médian, et non antérieur comme sur la M2 de Li. Il ne s'agit donc pas d'un Urotrichini.
Chez les Scalopini, notre forme de Li diffère de *Proscapanus*, *Hugueneya*, *Yanshuella* et *Scapanus* par, entre autres caractères, l'absence du métacingulum à M2, et aussi de *Yunnanscaptor* doté d'un mésostyle simple, non dédoublé. *Scapanus* a aussi, comme *Yunnanscaptor* et à la différence de la forme de Li, un mésostyle non dédoublé et, comme *Yanshuella*, des conules forts, tandis que *Proscapanus* et *Hugueneya* ont un mésostyle bien divisé, mais dont les deux bords sont très resserrés entre eux. Nous rapporterons finalement notre forme de Li au genre *Scapanulus* qui partage avec elle un mésostyle dédoublé aux bords largement séparés et l'absence de métacingulum sur M2, un protocône réduit et l'absence de parastyle sur P4, un trigonide très comprimé antéro-postérieurement et des cingulums très réduits aux molaires inférieures. Notre forme diffère de l'espèce-type, *Scapanulus oweni*, qui vit actuellement en Chine, par la position très antérieure du protocône de M2 et la faiblesse des conules sur la même dent.
Une deuxième espèce de *Scapanulus* fossile a déjà été décrite, *Scapanulus agrarius* Skoczen, 1980 du Pliocène de Pologne, mais uniquement sur des restes non dentaires et on ne peut donc pas la prendre en compte.

Ordre CHIROPTERA Blumenbach, 1779
Superfamille EMBALLONUROIDEA Weber, 1928
Famille EMBALLONURIDAE Dobson, 1875
Genre *Taphozous* E. Geoffroy, 1818

ESPÈCE-TYPE. — *Taphozous perforatus* Geoffroy, 1818.

? ***Taphozous*** sp.
(Fig. 8A)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
m2 g (T Li 136) = ? × 1,75 (largeur au talonide).

DIAGNOSE. — Ce fragment de molaire inférieure comprenant le talonide et la terminaison du trigonide appartient à un Chiroptère entomophage de forte

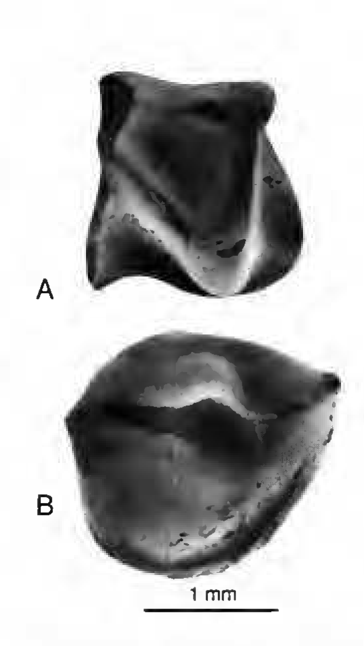


FIG. 8. — **A**, *Taphozous* sp. : m2 gauche (T Li 136), talonide. **B**, *Megaderma* sp. : p2 droite (T Li 137).

taille. Ce n'est pas une m1 à cause de l'orientation transversale de la protocristide, ni une m3 à cause du fort cingulum distal. La crête distale est transverse et l'hypoconulide est en partie confluent avec l'entoconide (structure semi-myotodonte) ; il ne peut donc s'agir d'un Megadermatidae chez qui la crête distale est oblique vers l'arrière et l'hypoconulide isolé de l'entoconide. La cristide oblique rejoint la protocristide dans la moitié linguale de la dent, moins lingualement que chez les Megadermatidae où elle aboutit sur le métaconide. La cuvette du talonide est peu creusée par rapport à la hauteur de la couronne.
Cette dent semble appartenir à un Emballonuridae de la taille de *Taphozous incognita* du Miocène du Kenya (Butler & Hopwood 1957). Elle en diffère par le très grand développement du cingulum distal, qui surpasse également celui des formes actuelles d'Asie *T. melanopogon* et *T. longimanus*.

Superfamille RHINOLOPHOIDEA Weber, 1928
Famille MEGADERMATIDAE Allen, 1864
Genre *Megaderma* Geoffroy, 1810

ESPÈCE-TYPE. — *Vespertilio spasma* Linné, 1758.

Megaderma sp.
(Fig. 8B)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
p2 d (T Li 137) = 1,89 × 1,65 (Fig. 8B).

DESCRIPTION ET DISCUSSION
Une belle p2 a été rapportée au genre *Megaderma*. Par rapport aux espèces actuelles, à *Megaderma lugdunensis* du Miocène de Vieux-Collonges et à *Megaderma* aff. *lugdunensis* de la Grive-Saint-Alban, elle paraît un peu moins haute et un peu plus large, étant un peu plus développée lingualement. De grosses p2 se rencontrent aussi chez de grands *Hipposideros* du groupe *armiger* qui s'en distinguent cependant par l'aspect resserré du bord labial, plus pincé à la taille.

Famille RHINOLOPHIDAE Bell, 1836
Genre *Rhinolophus* Lacépède, 1799

ESPÈCE-TYPE. —*Vespertilio ferrum equinum* Schreber, 1774.

Rhinolophus yongyuthi n.sp.
(Fig. 9)

TYPE. — m2 droite (T Li 143) = 1,72 × 11,8.

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — En l'honneur de Yongyuth Ukakimapan, géologue au Department of Mineral Resources (D.M.R.) de Bangkok, inventeur du gisement de Li Mae Long.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
C g (T Li 138) = 1,50 × 1,24 (Fig. 9A, B).
P4 g (T Li 139) = 0,91 × ?.
c d (T Li 140) = 1,18 × 1,13 × 2,40 (Fig. 9D, E).
c d (T Li 140) = 1,02 × 1,05.
p4 d (T Li 141) = 1,13 × 0,96.
p4 d (T Li 141) = 1,20 × 1,08 (Fig. 9).
p4 g (T Li 141) = 1,13 × 0,93.
m1 d (T Li 142) = 1,75 × 1,21.
m2 d (T Li 143, holotype) = 1,72 × 1,18 (Fig. 9C).
m2 d (T Li 144) = 1,65 × 1,14.
m3 d (T Li 145) = 1,69 × 1,08.

DIAGNOSE. — *Rhinolophus* voisine de *R. delphinensis* et de taille inférieure à celle du type de la Grive-Saint-Alban, mais de la taille de la population plus ancienne de Vieux-Collonges. Deux molaires inférieures sur quatre présentent une petite crête descendant du sommet de l'hypoconide vers le centre du talonide.

DESCRIPTION

Tout ce matériel forme un ensemble homogène tant par la taille que par la morphologie.

La canine supérieure montre une face linguale totalement plate et un cingulum lingual épais, à surface occlusale ondulée.

La canine inférieure présente un cingulum lingual se soulevant à l'arrière pour former une véritable cuspide cingulaire. Les deux exemplaires de canine inférieure de Li ont exactement la même morphologie mais leur taille est assez différente. Elles correspondent à ce qu'on peut attendre des différences d'ordre sexuel. Nous attribuerons donc le fort échantillon à un sujet mâle et le plus petit à un sujet femelle.

Les trois spécimens de p4 sont à peu près identiques. Cependant, les deux spécimens qui ont la même longueur sont pointus en avant tandis que le troisième montre une face antérieure moins oblique, et presque orthogonale à l'axe longitudinal de la dent. Ces deux types de dents se retrouvent dans la variabilité des p4 de *Rhinolophus delphinensis* de Vieux-Collonges.

La m1, comme chez tous les *Rhinolophus*, se distingue de la m2 et de la m3 par la position très distale du métaconide, d'où un aspect très étroit du trigonide. Au talonide, la crête postérieure de l'hypoconide est de type nyctalodonte, et l'ento-

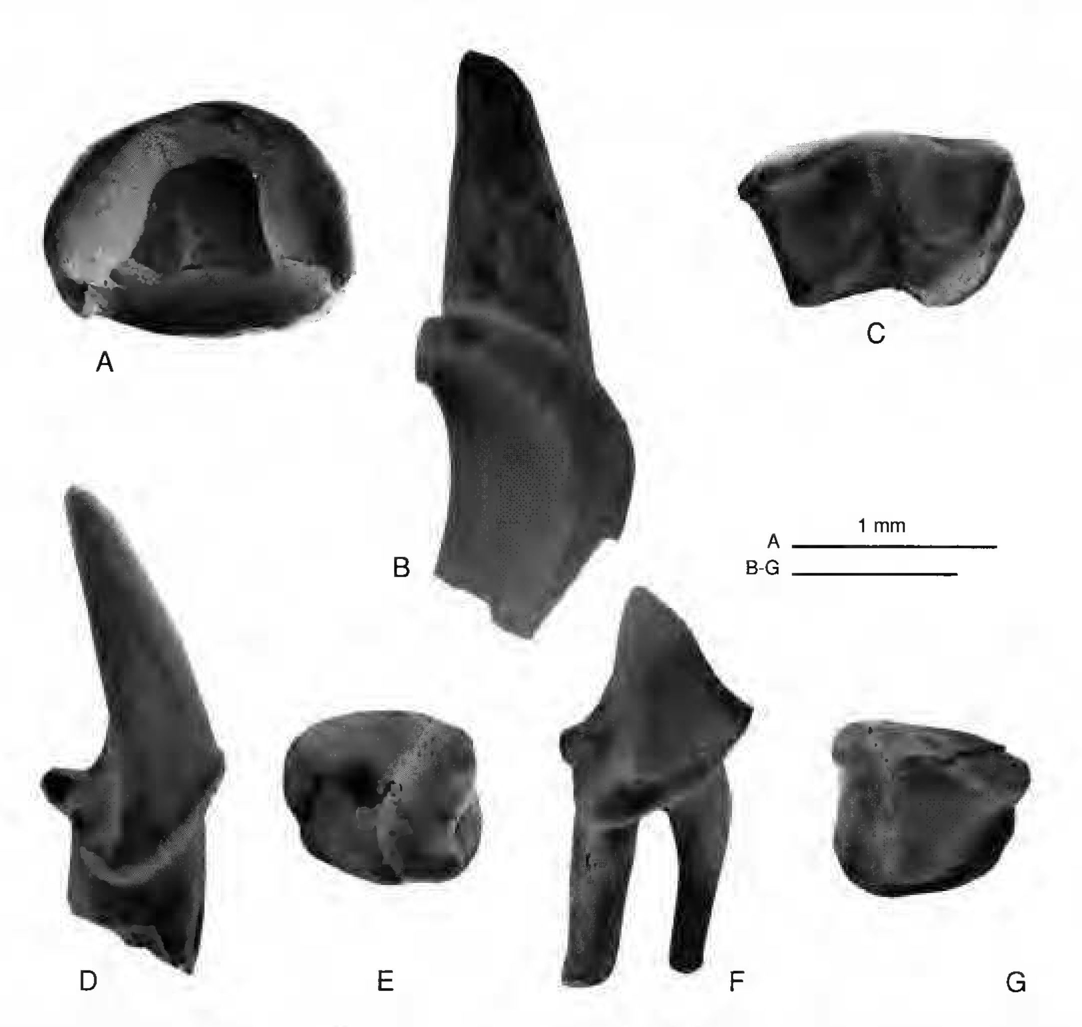


FIG. 9. — *Rhinolophus yongyuthi* n.sp. : **A**, **B**, C1 gauche (T Li 138), faces occlusale et linguale, respectivement ; **C**, m2 droite (T Li 143, holotype) ; **D**, **E**, c1 droite (T Li 140), faces labiale et occlusale, respectivement ; **F**, **G**, p4 droite (T Li 141), faces labiales et occlusale.

conide se relie par une crête de direction antéro-labiale au métaconide.

Sur la m2 et la m3, le métaconide est sensiblement au même niveau que le protoconide, ce qui entraîne un trigonide assez large.

Le spécimen de m1 et un spécimen (sur deux) de m2 montrent, descendant obliquement de la pointe de l'hypoconide, une petite crête dirigée vers le centre du bassin talonidien.

La m3 montre un cingulum distal plus convexe, plus arrondi que sur la m1 et la m2, où il est rectiligne, comme sur les autres espèces de *Rhinolophus*.

Famille HIPPOSIDERIDAE Miller, 1907
Genre *Hipposideros* Gray, 1831

ESPÈCE-TYPE. — *Vespertilio speoris* Schneider, 1800.

Sous-genre *Brachipposideros* Sigé, 1968

ESPÈCE-TYPE. — *Hipposideros collongensis* Depéret, 1892.

Hipposideros (Brachipposideros) khengkao n.sp.
(Fig. 10A-J)

TYPE. — M3 gauche (T Li 150).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — Du nom thaï signifiant chauve-souris.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
C d (T Li 146) = 1,30 × 0,85 × 3,42 × 2,01 (L × l × ht × hc) (Fig. 10A).
C g (T Li 146) = 1,29 × 0,88.
P4 d (T Li 147) = 0,90 × 1,08 (Fig. 10B).
P4 d (T Li 147) = 0,77 × 1,04.
P4 g (T Li 147) = 1,00 × ?.
M1 d (148) = 1,25 × 1,46 (Fig. 10C).
M1 g (T Li 148) = ? × 1,50.
M1 g (T Li 148) = ? × > 1,50.
M2 d (T Li 149) = 1,13 × 1,44 (Fig. 10D).
M2 g (T Li 149) = ? × 1,50.
M3 g (T Li 150, holotype) = 0,95 × 1,40 (Fig. 10E).
c d (T Li 151) = 0,82 × 0,64.
c d (T Li 151) = 0,76 × 0,69 × 2,80 × 1,60.
c g (T Li 151) = 0,83 × 0,81 × 3,50 × 1,74 (L × l × ht × hc) (Fig. 10F).
c g (T Li 151) = 0,92 × 0,77.
p4d (T Li 152) = 0,83 × 0,64 (Fig. 10G).
m1 g (T Li 153) = 1,15 × 0,83 (Fig. 10H).
m1 g (T Li 153) = 1,16 × 0,78.
m2 d (T Li 154) = 1,12 × 0,75.
m2 d (T Li 154) = ? × 0,85.
m2 g (T Li 154) = 1,17 × 0,84 (Fig. 10I).
m2 g (T Li 154) = 1,16 × 0,85.
m2-3 d (T Li 155) = 1,14 × 0,80 × 0,73.
m2-3 d (T Li 155) = 1,10 × 0,82 × 0,73.
m2-3 d (T Li 155) = ? × 0,76.
m3 g (T Li 156) = 1,09 × 0,78 × 0,68 (Fig. 10-J).

DIAGNOSE. — *Brachipposideros* de taille intermédiaire entre *B. collongensis* et *B. aguilari*. M3 ayant conservé une petite portion de la postmétacônecrista tandis que le paralophe est à peine perceptible.

DESCRIPTION

La canine supérieure est caractérisée par sa grande longueur par rapport à sa largeur et par la présence d'une pointe accessoire postérieure. Cette pointe accessoire postérieure est plus importante et plus détachée que chez *Asellia*. Le cingulum lingual antérieur remonte presque au niveau de cette pointe accessoire, comme chez *Brachipposideros* et *Syndesmotis* ; chez *Asellia* il est plus bas. La dent est relativement plus longue que chez les formes précédentes. Elle est de taille inférieure à celle de *Brachipposideros collongensis* et de taille comparable à *Brachipposideros aguilari* (forme miocène minuscule décrite par Legendre en 1982), dont elle se distingue nettement par sa pointe principale extrêmement grêle et beaucoup plus recourbée en arrière.

Aucune P3 n'a été retrouvée, mais il existe à la base de la face mésiale du cingulum labial de P4 une petite facette d'usure très nette qui lui correspond. On n'observe par contre aucune trace de face d'usure sur la face distale de la canine supérieure. On peut donc attester de la présence d'une minuscule P3.

La P4 n'a pour ainsi dire pas de parastyle ; la région parastylaire ne forme pas d'expansion antérieure et ne se renfle pas non plus en cuspide cingulaire, contrairement à *Coelops* ou *Hipposideros cineraceus*. Il n'existe pas de crête de liaison (paralophe) entre le protocône et la base du paracône, contrairement à *Aselliscus* et *Brachipposideros col-*

longensis. Le cingulum lingual est très épais.

M1 est caractérisée par un talon peu saillant distalement (même moins que chez *Aselliscus*, *Coelops* ou *Hipposideros cineraceus*), mais le cingulum est épais et se prolonge mésialement vers la pointe du protocône. Ce cingulum est très différent de celui, très réduit, d'*Aselliscus* et d'*Hipposideros cineraceus*. Chez *Coelops* par contre, il est plus développé et remonte le long de la face mésiale. Ce cingulum est voisin de celui de *Brachipposideros collongensis* et de *B. aguilari*. Sa taille semble très infétieure à celle de *Brachipposideros collongensis* et est plus basse que chez tous les spécimens de cette espèce.

La postprotocrête se termine vers la base du métacône sans toutefois la rejoindre, laissant ainsi la fosse du trigone légèrement ouverte vers l'arrière, cependant moins que chez *Brachipposideros collongensis* et *B. aguilari*.

M2 est plus courte que M1, avec un cingulum lingual limité à la partie distale. La crête postérieure du protocône rejoint la base du métacône, fermant complètement la fosse du trigone (protofosse). La dent montre également une petite crête, très fine, allant du protocône à la base du métacône.

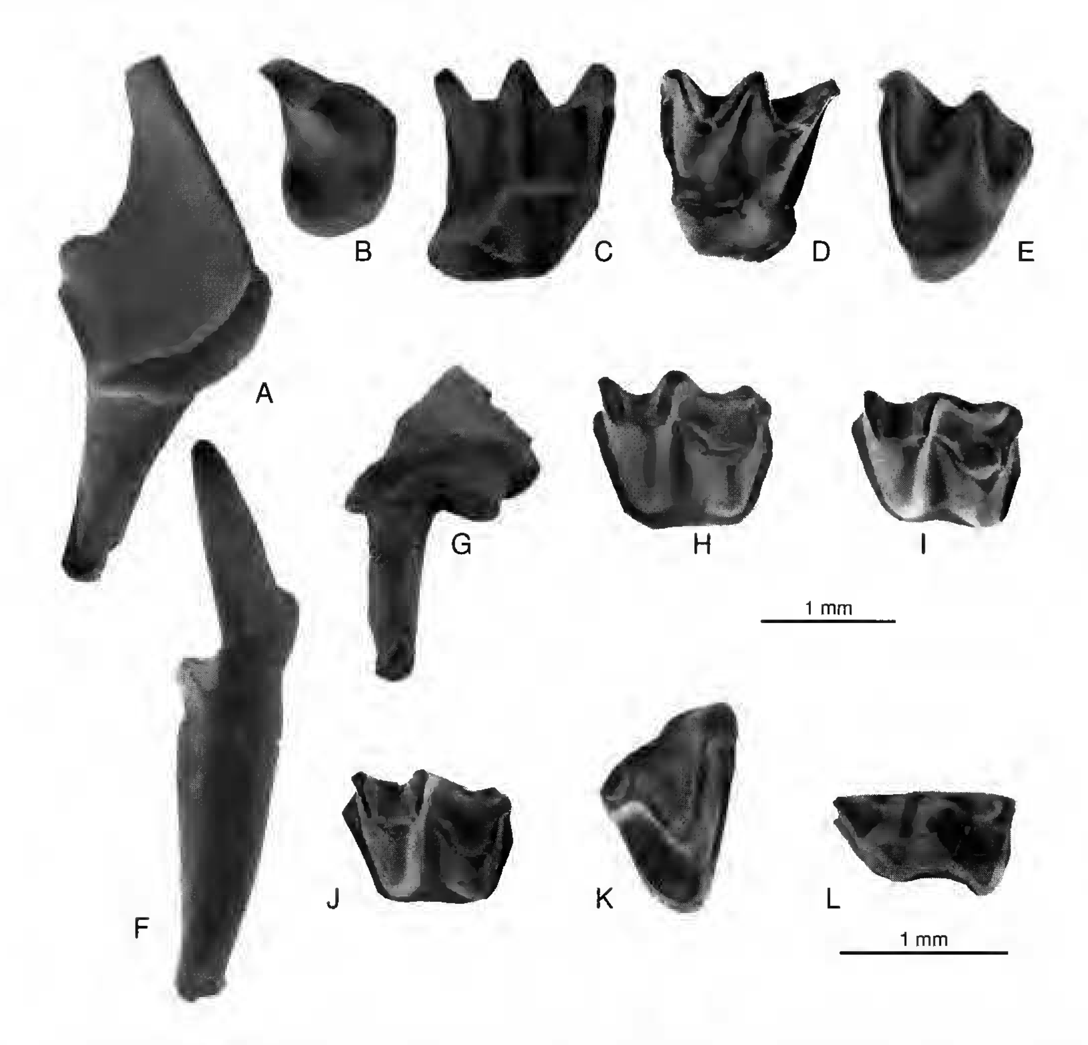


FIG. 10. — **A-J**, *Hipposideros khengkao* n.sp. : **A**, C1 droite (T Li 146), face linguale ; **B**, P4 droite (T Li 147) ; **C**, M1 droite (T Li 148) ; **D**, M2 droite (T Li 149) ; **E**, M3 gauche (T Li 150, holotype) ; **F**, c1 gauche (T Li 151), face linguale ; **G**, p4 droite (T Li 152) ; **H**, m1 gauche (T Li 153) ; **I**, m2 gauche (T Li 154) ; **J**, m3 gauche (T Li 156). **K**, *Hipposideros felix* n.sp. : M3 droite (T Li 157, holotype). **L**, Rhinolophoidea indet. : m1 gauche (T Li 159).

M3 apparaît comme plus archaïque que celle des *Brachipposideros* d'Europe par l'existence d'une courte postmétacônecrista (qui augmente la longueur labiale de la dent). Cette postmétacônecrista n'existe pas chez les formes actuelles mais se trouve, en plus développée, sur la population de Bouzigues rapportée par Sigé (1968) à *Brachipposideros collongensis*. La postprotocônecrista se referme sur la base du métacône et la préprotocônecrista se poursuit dans le cingulum de la dent. Sur la population de Vieux-Collonges existe une crête de liaison (patalophe) entre le protocône et la base du paracône. À Li, cette crête est devenue rudimentaire.

La canine inférieure montre, comme chez la plupart des Rhinolophoïdes, un cingulum continu ceinturant toute la base de la dent, et renflé du côté lingual en une petite cuspide accessoire. De même, ce cingulum lingual est dépourvu de pointe mésiale mais est creusé en gouttière à l'arrière. Les différences de taille observées entre les quatre spécimens de Li peuvent s'interpréter facilement comme un effet du dimorphisme sexuel.

La p4 a un contour occlusal triangulaire. Trois crêtes descendent de la pointe, une mésiale, une postérolinguale et une postérolabiale. La crête postérolinguale rejoint le cingulum distal. Entre les deux crêtes postérieures la surface occlusale de la dent est légèrement concave. Le cingulum lingual est limité à la partie postérieure de la dent. Le cingulum labial se poursuit sur les quatre cinquièmes de la longueur de la dent mais ne rejoint pas le cingulum distal. Ce dernier est renflé du côté lingual. L'avant de la dent est relativement pointu.

Les molaires inférieures montrent toutes les caractères suivants : la crête mésiale est de type nyctalodonte. La crête de liaison linguale entre l'entoconide et le métaconide est abaissée en son centre, la crête qui descend obliquement vers le trigonide rejoint celui-ci plus près du métaconide que du protoconide, le talonide est plus long que le trigonide et il y a un cingulum continu au pied des faces linguale, mésiale et distale.

Nous interprétons comme des m1 les dents à métaconide légèrement plus recourbé et dont le maximum de largeur s'observe au niveau du trigonide. Les molaires dont le métaconide est moins reculé et dont le trigonide et le talonide ont exactement la même largeur sont ici interprétées comme des m2, exceptés quelques spécimens sur lesquels le cingulum distal est arrondi (au lieu d'être rectiligne) et qui pourraient être des m3. Dans ce cas les m3 ne seraient pratiquement pas réduites.

Il est également curieux de constater que les m2 sont plus longues que les m1 alors que l'on observe l'inverse entre les M1 et les M2. Cependant l'échantillon est trop faible pour avoir une valeur statistique.

Hipposideros felix n.sp.
(Fig. 10K)

TYPE. — M3 d (T Li 157).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — De *felix*, heureux en latin, pour rappeler qu'en Extrême-Orient les chauves-souris sont symboles de bonheur et de félicité.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M3 d (T Li 157, holotype) = 0,89 × 1,59 (Fig. 10K).
m1 g (T Li 158) = [1,40] × [0,85].

DIAGNOSE. — *Hipposideros* de petite taille. M3 sur laquelle la crête labiale, presque réduite à un V, montre néanmoins un vestige d'une petite pointe supplémentaire représentant le mésolophe.

DESCRIPTION

La M3 montre une morphologie réduite dans laquelle le mésostyle n'est plus reconnaissable qu'à une petite pointe se différenciant du métacône très distal, et séparé de lui par une petite crête rectiligne, contrairement aux M3 d'*Aselliscus* et de *Brachipposideros* qui présentent un mésostyle bien net et immédiatement reconnaissable ainsi qu'un métacône un peu long. À l'opposé, le mésostyle est totalement fondu dans le métacône chez *Pseudorhinolophus* et *Asellia*.

La crête postérieure du paracône et la crête antérieure du métacône forment un V, contrairement à *Syndesmotis* où elles forment un U. La crête antérieure du protocône aboutit à la base du paracône comme chez *Pseudorhinolophus* et *Aselliscus*, et contrairement à la majorité des

Hipposideridae, en particulier *Asellia* chez qui cette crête passe en avant du paracône et se prolonge dans le cingulum mésial. La crête postérieure du protocône se poursuit sur le flanc du métacône et forme le rebord distal de la dent. Ce bord distal est relevé si nettement qu'il détermine une fosse du trigone fermée, creusée entre les trois pointes principales. Le parastyle est recourbé en crosse comme chez *Aselliscus* tandis qu'il forme une ligne brisée chez *Pseudorhinolophus* et qu'il est rectiligne chez *Asellia*. Il existe enfin un cingulum antérieur non continu.

La m1 rapportée à la même espèce est d'une taille supérieure à celle attribuée à *Hipposideros* (*Brachipposideros*) *khengkao* du même gisement. Elle présente les caractères classiques des *Brachipposideros*, exceptée la position de l'hypoconulide qui, à l'extrémité labiale de la crête distale, est plus éloigné de l'entoconide. Cette m1 présente enfin un cingulum antéro-lingual très développé.

Rhinolophoidea indet.
(Fig. 10L)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
m1 g (T Li 159) = 1,03 × 0,60 (Fig. 10L).
m2 g (T Li 160) = 1,03 × 0,72.

DESCRIPTION ET DISCUSSION

Ces deux dents, de morphologie semblable à celle des *Brachipposideros*, s'en écartent par une taille très nettement inférieure. Elles sont plus petites que celles de tous les Rhinolophoidea fossiles décrits à ce jour.

La première dent est supposée être une m1 en raison de son augmentation de taille à l'arrière ; son paralophide peu incliné vers l'avant inviterait au contraire à la considérer comme une m2. L'autre dent, attribuée à une m2, usée et légèrement endommagée, ne montre rien de très caractéristique.

Superfamille VESPERTILIONOIDEA Weber, 1928
Famille VESPERTILIONIDAE Miller, 1897
Genre *Ia* Thomas, 1902

ESPÈCE-TYPE. — *Ia io* Thomas, 1902.

Ia lanna n.sp.
(Fig. 11)

TYPE. — M2 d (T Li 162).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — Du nom de l'ancien royaume de Lanna, sur le territoire duquel se trouve le gisement de Li.

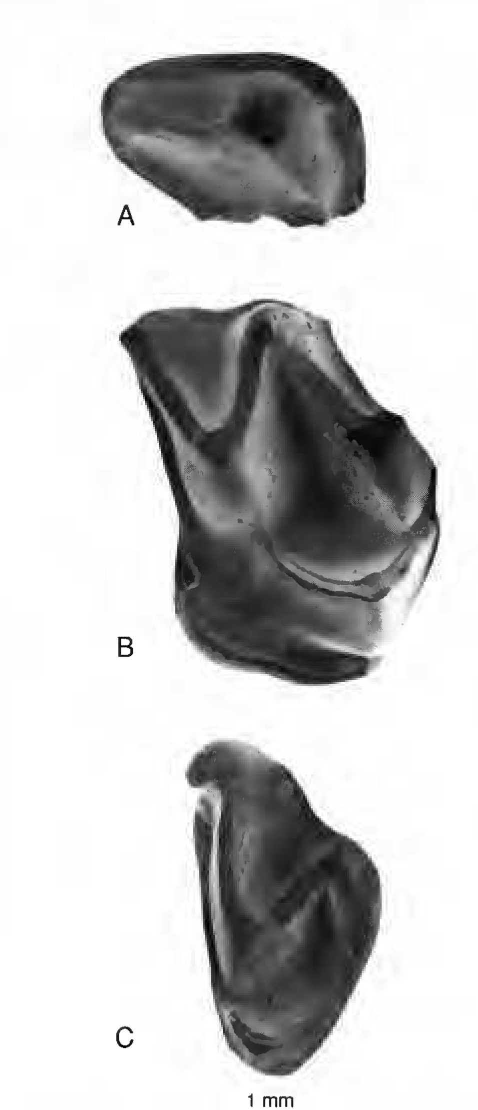


FIG. 11. — *Ia lanna* n.sp. : **A**, P4 droite (T Li 161), incomplète ; **B**, M1 droite (T Li 162, holotype) ; **C**, M3 gauche (T Li 164).

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
P4 d (T Li 161) = 1,91 × ? (Fig. 11A).
M2 d (T Li 162, holotype) = > 2,16 × 2,99 (Fig. 11B).
M2 g (T Li 163) = 2,36 × ?.
M3 g (T Li 164) = 1,40 × 2,63 (Fig. 11C).

DIAGNOSE. — *Ia* de taille significativement plus petite que *Ia io*, l'espèce-type et unique du genre.

DESCRIPTION

L'unique spécimen de P4 récolté est incomplet ; seule est conservée la partie labiale. La dent est relativement basse. Un cingulum continu court au pied de toute la face labiale. Deux autres cingulums se voient aussi dans les parties conservées de la face antérieure et de la face postérieure. La crête mésiale du paracône rejoint l'angle antéro-lingual de la dent sans qu'il y ait de renflement parastylique. La face linguale du paracône montre dans sa partie basse un repli dirigé vers l'angle antéro-interne de la dent.

Sur M2, la préprotocrête ne rejoint pas le paracône mais se poursuit mésialement pour rejoindre le cingulum mésial ; la postprotocrête ferme à l'arrière la cuvette du trigone en arrivant sur le métacône. Dans la partie distale de la dent existe sur la muraille linguale un léger pli qui arrive presque au contact du cingulum lingual. Ce cingulum lingual est très épais et s'arrête à l'aplomb du protocône.

La M3 montre une structure identique à celle de l'espèce-type *Ia io*, avec en particulier trois crêtes sur la face externe et un paralophe minuscule. Cependant, le cingulum lingual est plus faible et la préparacônecrista plus courte.

DISCUSSION

Cette espèce mal représentée est rapportée au genre *Ia* en raison de sa taille et de la structure simplifiée de ses molaires supérieures, en particulier celle de M2 qui est totalement dépourvue de métalophe et de paralophe et dont le cingulum lingual est épais et limité à sa portion distale.

Famille MOLOSSIDAE Gill, 1872
Genre *Rhizomops* Legendre, 1984

ESPÈCE-TYPE. — *Nyctinomus brasiliensis* Geoffroy, 1824.

Rhizomops mengraii n.sp.
(Fig. 12)

TYPE. — p4 d (T Li 170).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — Du roi Mengrai, fondateur du royaume de Lanna, à l'extrémité méridionale duquel se trouve la localité de Li.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
C g (T Li 165) = 0,86 × 10,5 (Fig. 12A).
P4 d (T Li 166) incomplète : 3/4 de la partie linguale = [0,85] × [1,10].

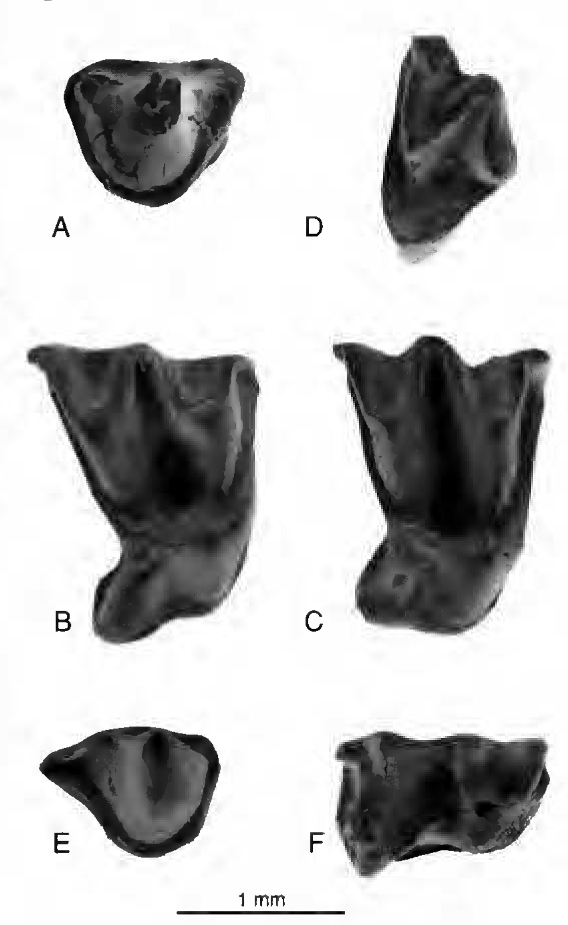


FIG. 12. — *Rhizomops mengraii* n.sp. : **A**, C1 gauche (T Li 165) ; **B**, M1 droite (T Li 167) ; **C**, M2 droite (T Li 168) ; **D**, M3 gauche (T Li 169) ; **E**, p4 droite (T Li 170, holotype) ; **F**, m1 droite (T Li 171).

M1 d (T Li 167) = 1,38 × 1,96 (Fig. 12B).
M2 d (T Li 168) = 1,40 × 1,90 (Fig. 12C).
M2 g (T Li 168), moitié linguale.
M3 g (T Li 169) = 0,89 × 1,69 (Fig. 12D).
p4 d (T Li 170, holotype) = 1,13 × 0,85 (Fig. 12E).
m1 d (T Li 171) = 1,34 × 1,01 (Fig. 12F).
2 m d (T Li 172) incomplètes (reste le trigonide).

DIAGNOSE. — *Rhizomops* de petite taille, à p4 dotée d'un métaconide net et d'un tubercule accessoire disto-lingual.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — *Rhizomops* plus petit que *R. brasiliensis*, canine supérieure dont le cingulum basal ne se relève pas à l'angle disto-lingual.

DESCRIPTION

La canine supérieure a un contour basal en forme de triangle dont l'angle labial est arrondi. Le cingulum basal ne se relève pas à l'angle disto-lingual, contrairement à *R. brasiliensis*.

La P4 n'est connue que par sa moitié linguale, qui montre un protocône saillant et un paralophe net.

Les molaires supérieures montrent une crête antérieure de l'hypocône rejoignant la muraille linguale en dessous de la postprotocrête. Sur M1-M2, le métalophe est très net et rejoint d'une part le métacône, d'autre part le sommet de la postprotocrête. Le paralophe est complet sur M1, incomplet sur M2.

p4, biradiculée, est caractérisée par un très grand développement du bord disto-lingual. Un petit métaconide se détache de l'arête postérieure du protoconide, tandis que le bord postérolingual se soulève en une petite cupule formant une ébauche de talonide.

m1 ne diffère que par la taille de l'espèce-type *R. brasiliensis*.

DISCUSSION

Le Molossidae de Li se rapporte nettement au genre *Rhizomops* en raison de la conservation d'un métalophe aux molaires supérieures et de la nyctalodontie des molaires inférieures.

Il se distingue de l'espèce-type *Rhizomops brasiliensis* par sa taille moindre et par les caractères morphologiques suivants : (1) le cingulum basal de la canine supérieure ne se relève pas en un début de talon à l'angle disto-lingual, contrairement à *R. brasiliensis* ; (2) sur M1-M2, le métalophe se termine lingualement sur le métacône alors qu'il se termine mésialement par rapport au métacône sur l'espèce actuelle ; (3) sur p4, le bord disto-lingual est beaucoup plus long que le bord disto-labial et le bord postéro-labial de la dent se soulève en une petite cupule ébauchant un talonide, alors que chez *R. brasiliensis*, le bord disto-lingual et le bord postéro-labial ont pratiquement le même degré de développement, et le bord postéro-lingual ne se relève pas à l'arrière.

Des *Rhizomops* ont déjà été signalés dans le Miocène, malheureusement par des matériaux trop incomplets pour être déterminés spécifiquement. Ce sont des pièces provenant de Venelle et du Collet-Redon. Legendre (1985) les a désignés comme *Rhizomops* cf. *brasiliensis*. La forme de Venelle est légèrement plus petite que l'actuelle et ne possède pas de paralophe aux molaires supérieures. La forme de Collet-Redon montre des molaires supérieures plus larges qu'à Li, un métaconide et une cuspide cingulaire linguale de p4 plus faibles.

Vespertilionoidea indet.
(Fig. 13A)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
m1 d (T Li 173) = 1,69 × 0,90 (Fig. 13A).
m2 g (T Li 174) = ? × 0,91.

La dent complète montre une crête distale nyctalodonte. Le paraconide est couché en avant, le métaconide est haut et l'entoconide relativement bas, avec les bords antérieur et postérieur s'abaissant fortement par rapport à la crête relativement élevée que l'on trouve chez les Rhinolophoïdes, le trigonide et le talonide ont la même largeur. Le bord postérieur de la dent est oblique, si bien que l'hypoconulide marque le point le plus distal de la dent. Il y a un léger cingulum labial s'effaçant en dessous de l'hypoconide et se prolongeant en avant en un cingulum mésial. Un petit cingulum distal existe aussi. La direction relativement oblique du paralophide nous incline à considérer cette dent comme une m1.

Le non-élargissement du talonide et la position très distale de l'hypoconulide permettent de l'éliminer des Molossidae.

La m2 fragmentaire attribuée à la même forme

est large au niveau du trigonide. Comme sur la m1, l'entoconide s'abaisse fortement en avant et n'est pas relié à la crête haute du métaconide. Le paralophide est coudé et de direction transverse, si bien que le trigonide est court.
Legendre *et al.* (1988) ont signalé à Nong Hen, près de Phitsanulok (nord de la Thaïlande), un petit Vespertilionidae indet. à structure nyctalodonte qui diffère de notre forme par la plus grande largeur et par la hauteur de l'entoconide de ses molaires inférieures.

Ordre SCANDENTIA
Wagner, 1855 (*fide* Mac Kenna, 1875)
Famille TUPAIIDAE Mivart, 1868
Genre *Tupaia* Raffles, 1821

ESPÈCE-TYPE. — *Sorex glis* Diard, 1820.

Tupaia miocenica n.sp.
(Fig. 13B)

TYPE (et pièce unique). — M2 gauche (T Li 175) = 3,57 × 4,79 mm (Fig. 13B).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

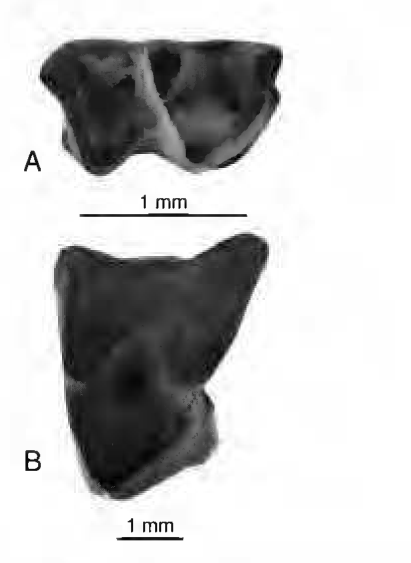


FIG. 13. — **A**, Vespertilionoidea indet. : M1 droite (T Li 173). **B**, *Tupaia miocenica* n.sp. : M2 gauche (T Li 175, holotype).

DERIVATIO NOMINIS. — Du Miocène, époque dont le *Tupaia* de Li est le seul représentant.

DIAGNOSE. — *Tupaia* de grande taille, à M2 dotée d'un mésostyle simple, dépourvue de parastyle saillant et dotée d'un hypocône bas, allongé et séparé de la muraille distale du protocône par un petit plateau allongé et aux bords distal et lingual rectilignes.

DESCRIPTION
La M2 est une dent dilambdodonte au mésostyle étendu et très labial, si bien que le bord labial de la dent est très faiblement concave. Il n'y a pas de parastyle. La dent est usée et légèrement roulée, mais laisse voir sur le bord labial une crête cingulaire distale rejoignant la postmétacônecrista. La portion linguale de la dent est plus étroite et montre un protocône à position relativement antérieure. Les deux crêtes du protocône sont obtuses. La préprotocônecrista revient sur l'avant de la base du paracône tandis que la postprotocônecrista se termine au niveau de la base du métacône sans refermer complètement la fosse centrale. Aucune crête issue du protocône ne se termine en cingulum. Le bord lingual est rectiligne et présente à l'angle disto-lingual un petit hypocône bas et étroit. Les bords lingual et distal de cet hypocône sont rectilignes et sensiblement orthogonaux l'un à l'autre ; le bord lingual se raccorde bien tangentiellement au pied du protocône.

DISCUSSION
Cette dent appartient au groupe des Tupaiidae à mésostyle, par opposition à *Ptilocercus* qui en est dépourvu, et pour qui a été constituée d'ailleurs une sous-famille à part, les Ptilocercinae. Notre dent montre un hypocône réduit, par opposition à *Urogale* et *Anathana* qui possèdent un gros hypocône et par opposition aussi à *Dendrogale*, *Prodendrogale* et *Palaeotupaia* qui n'en possèdent pas du tout. Notre dent ne peut pas non plus appartenir au genre *Lyonogale* chez qui le mésostyle est divisé. De même, elle ne peut correspondre au maxillaire indéterminé PVA 15 des Middle Siváliks d'Inde signalé par Chopra *et al.* (1979), maxillaire qui diffère de notre spécimen par la présence d'un parastyle très saillant sur M2 et une taille bien plus modeste. C'est finalement dans le genre *Tupaia* que notre spécimen de Li se range le mieux, et plus précisément les *Tupaia* dont le

mésostyle est simple, comme par exemple *Tupaia glis*. Notre forme diffère cependant de cette dernière espèce par sa plus grande largeur et la forme de son hypocône, petit mais séparé de la muraille distale du protocône par un étroit couloir plat.

La présence d'un hypocône est habituellement considérée comme une apomorphie (Qiu Zhuding 1986). La présence d'un plateau isolant véritablement la pointe de l'hypocône de la paroi du protocône peut aussi être interprétée comme un caractère plus dérivé, par rapport aux formes où l'hypocône est plaqué contre la paroi de l'hypocône. Ce caractère d'individualisation de l'hypocône ne s'observe que chez les *Tupaia* actuels.

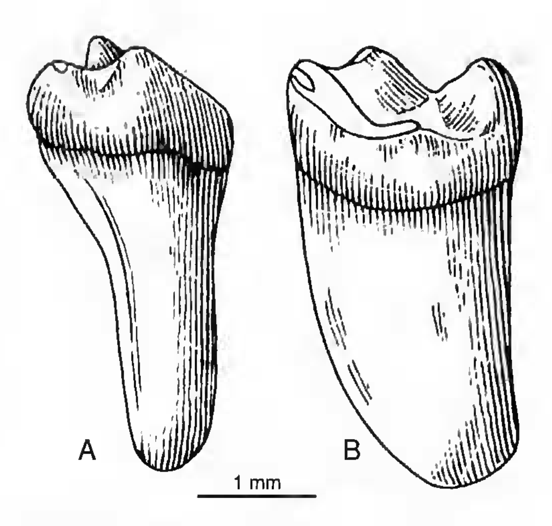


FIG. 15. — ? *Nycticebus linglom* n.sp. : M3 droite (T Li 41, holotype), **A**, face linguale ; **B**, face labiale.

Ordre PRIMATES Linné, 1758
Sous-ordre STREPSIRHINI Geoffroy, 1812
Infra-ordre LORISIFORMES Gregory, 1915
Famille LORISIDAE Gray, 1821
Genre *Nycticebus* Geoffroy, 1812

ESPÈCE-TYPE. — *Tardigradus coucang* Boddaert, 1785.

? ***Nycticebus linglom*** n.sp.
(Figs 14, 15)

HOLOTYPE (et unique matériel). — M3 d (T Li 41) = 1,29 × 1,82 mm (Figs 14, 15).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — Du nom thaï du Loris.

DIAGNOSE. — Lorisidae de petite taille, à M3 réduite, simplifiée (perte de l'hypocône et des conules), à crête parastylaire longue, protocône bombé et métacône plus proche du protocône que du paracône.

DESCRIPTION

La M3 a un contour triangulaire. La face vestibulaire est très oblique par rapport à la face mésiale ; la face linguale est réduite. Trois cuspides sont bien reconnaissables : paracône, métacône et protocône reliés entre eux par une crête continue. Le métacône, du fait de la réduction de la face distale, est plus proche du protocône que du paracône. Les trois cuspides sont arrondies et





FIG. 14. — ? *Nycticebus linglom* n.sp. : M3 droite (T Li 41, holotype), face occlusale (en stéréo).

assez basses. Le protocône est caractérisé par une face linguale très bombée et entourée à sa base, tant à l'avant qu'à l'arrière, d'une crête cingulaire extrêmement fine. La dent montre en outre une crête parastylaire allongée dans l'angle antéro-labial et renflée localement en un véritable parastyle, petit mais net. Une légère usure est visible sur la crête parastylaire. Une petite facette de contact (avec M2) est discernable sur la moitié vestibulaire de la face mésiale.
La dent ne montre qu'une seule racine, mais très développée et sur laquelle des sillons indiquent la fusion de trois racines.
Cette dent, réellement minuscule, est la plus petite molaire connue de Prosimien.

Discussion
Cette dent ne peut en aucun cas appartenir à un Tarsier dont la M3 n'est pas réduite et possède un important hypocône.
Parmi les Strepsirhini du Miocène d'Asie, les Sivaladapinae sont à écarter en raison de leur taille très nettement plus grande. La comparaison anatomique est de plus impossible car ils ne sont jusqu'à ce jour connus que par des dentures inférieures.
Par contre, une grande ressemblance existe avec les Lorisidae, qui montrent une M3 réduite et triangulaire. Parmi les Lorisidae, les genres *Loris* et *Arctocebus* sont à écarter car leur M3 possède un hypocône. Au contraire, *Nycticebus* et le genre fossile *Nycticeboides* décrit par Jacobs en 1981 en sont dépourvus. Le bombement lingual du protocône s'observe chez *Nycticebus* et non chez *Nycticeboides*, qui présente en plus des restes nets de conules (protoconule et métaconule) et un fort cingulum disto-lingual.
À l'intérieur du genre *Nycticebus*, *N. pygmeus* montre un hypocône et un métaconule sur M3 alors que la M3 de *N. coucang bengalensis* (Schwartz & Tattersall 1985, fig. 24 et observation directe du spécimen 112-992 de l'American Museum of Natural History par Mein) est totalement dépourvue tant d'hypocône que de métaconule et présente une crête parastylaire allongée et un fort protocône à face linguale très bombée, exactement comme sur notre M3 de Li. C'est donc de *Nycticebus coucang bengalensis* que notre fossile se rapproche le plus. Il en diffère par sa taille plus réduite et la coalescence de ses racines.
L'appartenance au genre *Nycticebus* reste cependant un peu problématique en raison de l'insuffisance du matériel à notre disposition.

Sous-ordre HAPLORHINI Pocock, 1918
Infra-ordre TARSIIFORMES Gregory, 1915
Famille TARSIIDAE Gray, 1825

Genre *Tarsius* Storr, 1870
(Figs 16-21)

Espèce-type. — *Simia syrichta* Linné, 1758.

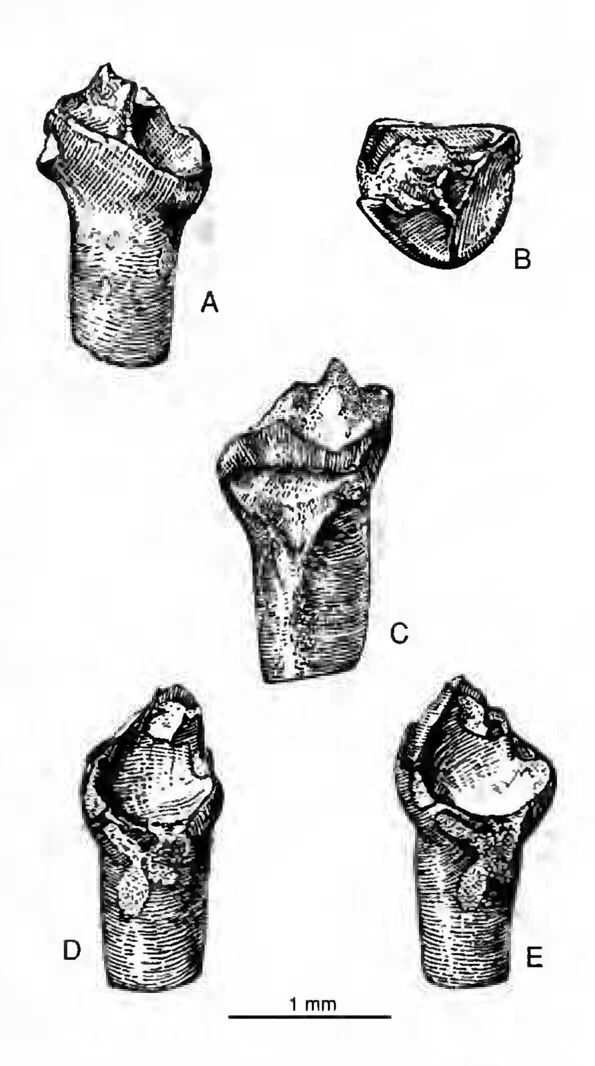


Fig. 16. — *Tarsius thailandica* : P2 gauche (T Li 42), **A**, face linguale ; **B**, face occlusale ; **C**, face antérieure ; **D**, face postérieure ; **E**, vue postéro-linguale.

Tarsius thailandica Ginsburg *et* Mein, 1987

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
P2 g (T Li 42) = 1,06 × 0,93 (Fig. 16).
p3 d (T Li 43) = 1,25 × 1,27 (Fig. 17).
p4 d (T Li 44) = 1,27 × 1,35 (Fig. 18).
m1d (T Li 45) = 2,43 × 1,83 × 0,89 (L trigonide) (Fig. 19).
m2 d (T Li 46, holotype) [figurée Ginsburg & Mein 1987, fig. 1 ; Fleagle 1988, figs 11-19c, d ; Ginsburg 1988, fig. 2 ; Ginsburg, Mein & Tassy 1989, fig. 2] = 2,52 × 2,10 × 1,02 (Fig. 20).
m2 d (T Li 47) sur fragment de mandibule = 2,58 × 1,83 × 0,89 (Fig. 21).

DIAGNOSE. — *Tarsius* de la taille ou légèrement plus petit que *Tarsius spectrum*. Protoconide et métaconide de m1 et m2 sensiblement de même hauteur et au même niveau par rapport à l'axe longitudinal de la dent, paraconide de m1 en position plus linguale que chez *Tarsius spectrum*, *T. bancanus* et *T. syrichta*, paraconide de m2 en position plus avancée que chez *Tarsius bancanus* et *T. syrichta*.

DESCRIPTION

Le seul exemplaire de dent supérieure est une P2 brisée au niveau de la pointe. C'est une dent courte, uniradiculée et presque aussi large que longue. Descendant de la pointe principale, les faces labiale, linguale et postérieure sont planes. La face antéro-linguale (ou linguale) et la face postéro-linguale (ou distale) sont orthogonales l'une à l'autre. Une arête nette limite ces deux faces. La face distale est large. Un cingulum basal important ceinture les deux faces linguales de la dent. Ce cingulum est plus important et plus arrondi au pied de la face distale. La face labiale est plane et apparemment dépourvue de cingulum. Elle diffère en cela des autres espèces de *Tarsius*, chez qui cette face labiale est bombée et dotée d'un léger cingulum.

Les prémolaires inférieures sont simples, formées d'une pointe haute, d'une face linguale plane, d'une face labiale plus bombée et d'un cingulum basal important.

p3 est une dent de plus grande taille, biradiculée, haute, effilée, dissymétrique et pointue. La face linguale est presque plane et la face labiale très bombée. Une crête postérieure et une crête antérieure descendent très lingualement de la pointe. La crête postérieure est relayée vers le bas par une petite crête plus oblique, en position plus labiale, et rejoint le cingulum basal qui se relève forte-

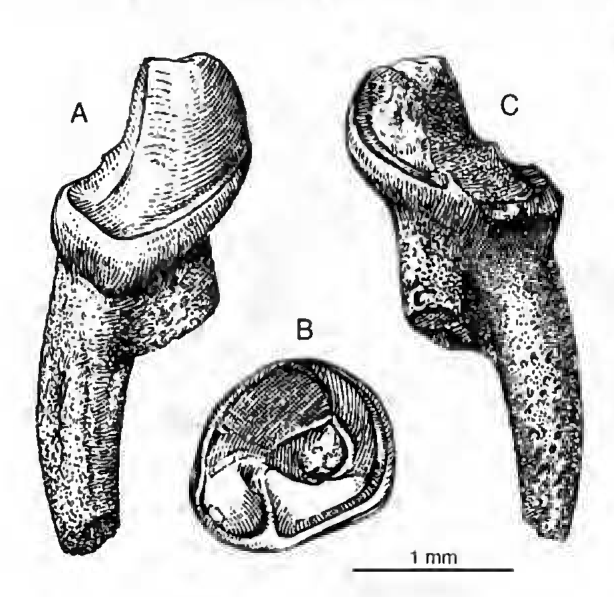


FIG. 17. — *Tarsius thailandica* : p3 droite (T Li 43), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

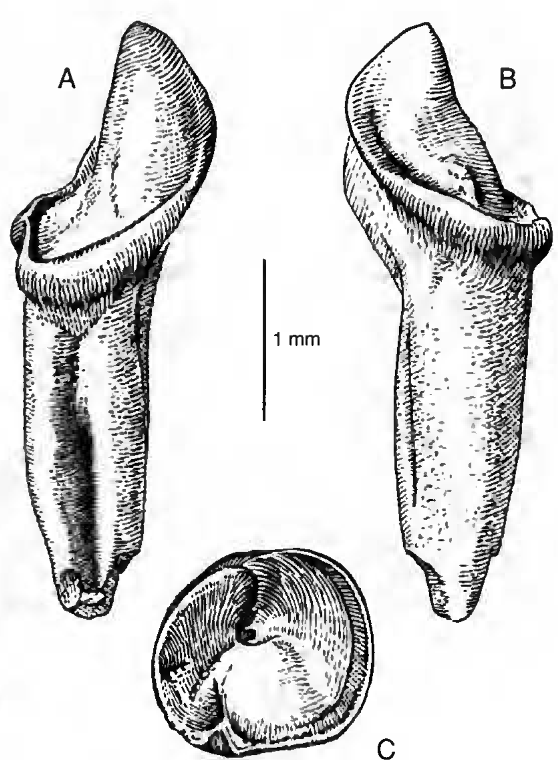


FIG. 18. — *Tarsius thailandica* : p4 droite (T Li 44), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

ment en ce point. Entre l'arrondi de la face labiale et la crête linguo-distale existe une véritable face postérieure, concave. L'angle disto-labial de la dent est bien arrondi. La crête antérieure de la pointe principale s'ouvre en avant pour donner de chaque côté un cingulum. Ces cingulums deviennent plus importants vers l'arrière et se rejoignent sur la face postérieure de la dent. Par sa largeur cette p3 se rapproche plus de celles de *Tarsius bancanus* et *T. spectrum* que de celles de *T. syrichta* et *T. pumilus*.

La p4 est très proche morphologiquement de la p3. Elle s'en distingue cependant par ses deux racines qui sont coalescentes, par le plus grand évasement de son aire disto-labiale, donnant une face postérieure plus large. Les différences avec la p3 sont du même ordre et de même amplitude que ce que l'on peut observer entre les p3 et les p4 des quatre espèces actuelles de *Tarsius*.

Les deux premières molaires inférieures sont biradiculées, subrectangulaires et d'architecture simple. Le trigonide est haut, avec un protoconide et un métaconide sensiblement de même hauteur et situés sur le même niveau, et un paraconide plus petit et déporté lingualement. La face postérieure du trigonide est plane et domine un creux talonidien profond. L'hypoconide et l'entoconide sont en position très arrière. La postentoconidecrista et la posthypoconidecrista sont obliques et se rejoignent sensiblement au milieu de la face postérieure, où elles forment un angle très ouvert. La postentoconidecrista se soulève en son milieu pour individualiser un petit hypoconulide mince. Un cingulum basal cordé court tout le long de la face labiale et se poursuit sur la face distale de la dent. À l'angle disto-lingual de la dent existe une minuscule fosse au pied de la postentoconidecrista.

Le fragment d'os qui porte une molaire montre, en avant de celle-ci, un alvéole postérieur large et resserré au milieu, tant sur la face antérieure que sur la face postérieure. Il s'agit donc de l'alvéole postérieur d'une molaire. La dent portée est donc une m2. Elle est identique à la molaire-type de l'espèce.

La m1 se distingue de la m2 par son paraconide placé légèrement plus labialement et par la crête antérieure de la dent qui est nettement plus basse. Le protoconide et le métaconide sont aussi beaucoup moins bombés antérieurement. Le trigonide de m1 est plus long que celui de m2, avec un hypoconide et un entoconide corrélativement plus éloignés du trigonide.

Discussion

Les différences morphologiques et dimension-

Fig. 19. — *Tarsius thailandica* : m1 droite (T Li 45), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

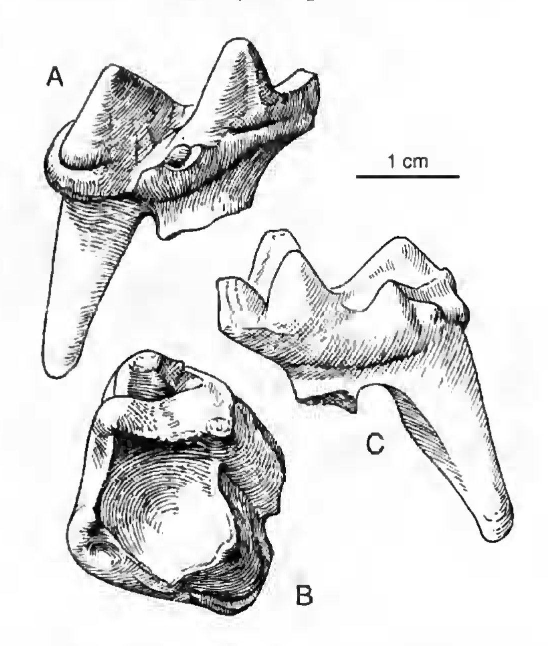
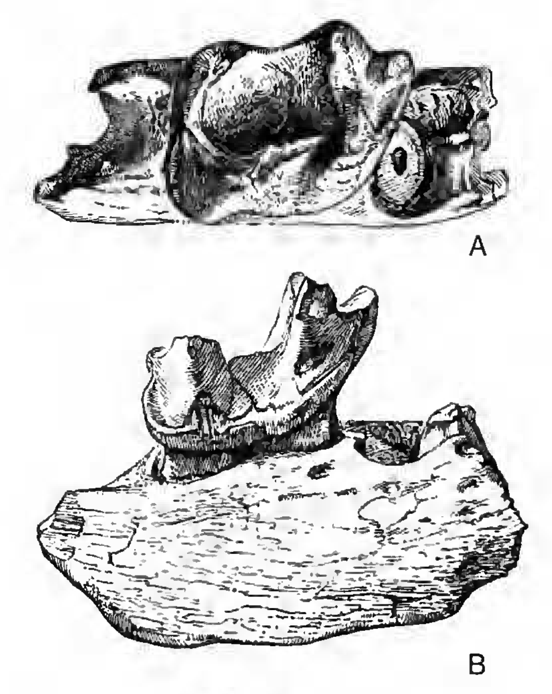


Fig. 20. — *Tarsius thailandica* ; m2 droite (T Li 46, holotype), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

nelles sont faibles entre les quatre espèces actuelles de *Tarsius*. Le *Tarsius* miocène ne montre pas de différences plus grandes et s'insère bien dans le genre *Tarsius*. Les prémolaires permettent de faire un regroupement : celles de *Tarsius spectrum*, *T. bancanus* et *T. thailandica* sont plus épaisses que celles de *T. syrichta* et *T. pumilus*. Les molaires, par contre, ne permettent aucune séparation. En 1994, Beard *et al.* ont fait connaître un minuscule Tarsier de l'Eocène de Chine sous le nom de *Tarsius eocaenus*, dont les molaires inférieures sont une parfaite réduction des molaires des Tarsiers plus récents et illustrent à la fois l'individualisation très ancienne et la très faible évolution au cours du temps de ce rameau de primates.



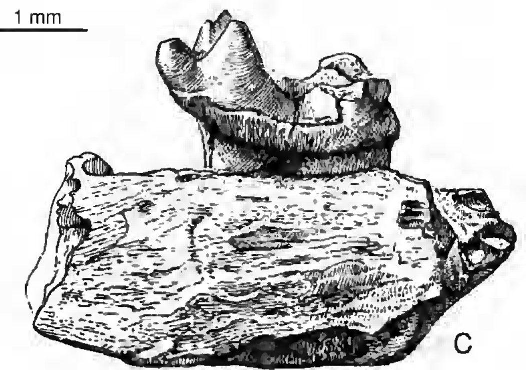


FIG. 21. — *Tarsius thailandica* : m2 droite (T Li 47), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

Ordre RODENTIA Bowdich, 1821
Superfamille SCIUROIDEA Gill, 1872
Famille SCIURIDAE Gray, 1821
Genre *Ratufa* Gray, 1867

ESPÈCE-TYPE. — *Sciurus indicus* Erxleben, 1777.

Ratufa maelongensis
Mein, Ginsburg *et* Ratanasthien, 1990

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M1-2 gauche (T Li 176, holotype) = 3,13 × 3,86, figurée Mein *et al.* (1990, fig. 5).

DESCRIPTION

Cette unique molaire supérieure montre un contour subrectangulaire à subcarré, sensiblement plus large que long, et une extrême complication des crêtes, très peu hautes. Le protocône est plus haut que l'hypocône, l'antérolophe est limité à la moitié labiale de la dent, le protolophe et le métalophe sont subparallèles, de contour irrégulier et plus mince au contact de la muraille linguale. Dans la vallée du trigone se reconnaissent un protolophule lingual et un mésostyle labial. La partie distale de la dent, à partir du métalophe, forme une surface aplanie sur laquelle ni vallée ni lophe ne sont plus individualisés.

DISCUSSION

Par sa taille, son profil occlusal, sa couronne aux vallées très peu profondes, le contour irrégulier du protolophe et du métalophe qui restent cependant parallèles, cette dent appartient bien au genre *Ratufa*. Elle se distingue facilement des espèces actuelles par une taille beaucoup plus petite, un contour moins carré, des crénulations plus développées et un protocône plus haut que l'hypocône. Les espèces actuelles de *Ratufa* sont toutes cantonnées à l'Asie du Sud-Est. *Ratufa maelongensis* est jusqu'à ce jour la seule forme fossile connue et n'a pas été retrouvée ailleurs. Le genre *Ratufa* apparaît donc nettement comme endémique du Sud-Est

asiatique depuis au moins le Miocène inférieur. La forme décrite par Dehm (1950a) dans le Miocène de Wintershof-West sous le nom de *Ratufa obtusidens* appartient en fait à un grand écureuil terrestre et mérite un autre nom générique.

Genre *Atlantoxerus* F. Major, 1893

ESPÈCE-TYPE. — *Sciurus getulus* Linné, 1758.

? ***Atlantoxerus*** sp.

? *Atlantoxerus* sp. Mein *et* Ginsburg, 1985 : fig. 9.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
p4 d (T Li 177) = 1,75 × 1,9 (figurée Mein & Ginsburg 1985, fig. 9).

DESCRIPTION
Cette dent est presque ronde en profil occlusal. Elle comprend un grand postérolophe qui va de l'hypoconide à l'entoconide qu'il englobe et, sur la face labiale, une crête où s'individualisent, d'avant en arrière, le paraconide, le protoconide et un petit mésostylide. En avant du postérolophe s'individualise du côté lingual le métaconide.

DISCUSSION
Wessels *et al.* ont décrit et figuré (1982, pl. 4, fig. 10) une petite dent assez semblable à celle de Li et provenant de la Formation Chinji près de Banda Daud Shah (loc. H-GSP 107). Dans leur texte, ils la désignent comme « Marmotini gen. et sp. indet. » mais comme *Heteroxerus* sp. dans la légende de la figure. La seule différence importante avec la dent de Li est la présence, chez cette dernière, d'un métaconide indépendant alors que ce tubercule est incorporé au postérolophe dans la dent de Banda Daud Shah. Une forme voisine ou identique à cette dernière a été retrouvée dans la Lower Manchar Formation et attribuée à un *Atlantoxerus* (de Bruijn & Hussain 1984). Aucune espèce actuelle du genre *Atlantoxerus* ne présente de mésostylide, formation qui est présente dans la pièce de Li et celle de Banda Daud Shah. Les deux spécimens du Miocène doivent vraisemblablement appartenir à deux espèces voisines, voire deux genres voisins.

Superfamille CTENODACTYLOIDEA
Tullberg, 1899

Famille DIATOMYIDAE nov. fam.

GENRE-TYPE. — *Diatomys* Li Chuan Kuei, 1974.

AUTRE GENRE INCLUS. — ? *Fallomus*.

DISTRIBUTION. — Miocène inférieur et moyen d'Asie orientale (Pakistan, Thaïlande, Chine, Japon).

DIAGNOSE. — Crâne dépourvu de foramen infraorbitaire de type hystricomorphe. Formule dentaire 1013/1013. Molaires relativement grandes, brachyodontes, bilophodontes, à usure plane et conservant des racines distinctes (quatre le plus souvent). La m3 est la dent la plus longue. Prémolaires sensiblement aussi longues que les premières molaires, mais moins larges ; prémolaire inférieure triangulaire, munie de trois racines, présentant cinq cuspides sur les dents non ou peu usées, les trois cuspides antérieures fusionnant rapidement en un lophide unique en forme de V. Incisives à émail de type multisérié. Coureur quadrupède à membre antérieur de longueur normale et à membre postérieur non adapté au saut.

Genre *Diatomys* Li Chuan Kuei, 1974

ESPÈCE-TYPE. — *Diatomys shantungensis* Li Chuan Kuei, 1974.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Diatomyidae conservant des dents lactéales persistantes. Absence de postéroconide aux dents jugales inférieures, absence d'antérostyle aux dents jugales supérieures, absence ou extrême réduction des cingulums antérieurs aux molaires supérieures.

Diatomys liensis Mein *et* Ginsburg, 1985
(Fig. 22)

Diatomys sp. Jaeger *et al.*, 1985 : pl. 1, fig. f.
Diatomys liensis n.sp. Mein *et* Ginsburg, 1985, figs 17-24.

TYPE. — p4 g (T Li 183) = 1,82 × 1,42 mm (figurée par Mein & Ginsburg 1985, fig. 20).

MATÉRIEL. — Environ 500 dents jugales (P4 = T Li 179, M1 = T Li 180, M2 = T Li 181, M3 =T Li 182) et 20 incisives (T Li 178) (Fig. 22A, B).
Humérus (T Li 188), extrémité distale.
Fémur (T Li 189), extrémité proximale.
7 astragales (T Li 190) (Fig. 22C).

TABLEAU 1. — Tableau de mesures des dents jugales de *Diatomys liensis* en millimètres.

		Longueur			Largeur		
	n	min.	moy.	max.	min.	moy.	max
P4	35	1,73	2,00	2,22	1,31	1,45	1,60
M1	32	1,70	1,99	2,23	1,65	1,86	2,01
M2	28	1,94	2,12	2,26	2,03	2,24	2,42
M3	50	1,75	2,02	2,35	1,94	2,18	2,38
p4	34	1,85	2,00	2,26	1,33	1,44	1,62
m1	33	1,82	2,00	2,10	1,63	1,78	1,94
m2	50	1,96	2,17	2,39	2,01	2,19	2,44
m3	29	2,13	2,49	2,68	1,96	2,20	2,40

DIAGNOSE. — *Diatomys* plus petit que l'espèce-type ; présence d'un ectostylide dans deux tiers des m1 ; absence ou extrême réduction du cingulum antérieur des P4. Absence ou extrême réduction du cingulum postérieur des p4.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — *D. liensis* se distingue de *D. shantungensis* par sa taille plus faible, par ses prémolaires supérieures au contour asymétrique dont l'angle mésiolabial est projeté en avant, par la présence fréquente de mésostylide. Elle se distingue de la forme non nommée de la Murree Formation (de Bruijn *et al.* 1981, pl. 3, fig. 7) par l'absence de mésostylide et de postéroconide aux p4. Elle diffère enfin de *Megapedetes* MacInnes, 1957 par une taille plus faible, par la grande profondeur de la vallée transversale aussi bien du côté labial que du côté lingual, par ses cuspides et ses racines mieux individualisées.

DESCRIPTION

L'incisive supérieure a pu être examinée en coupe longitudinale au microscope électronique à balayage ; elle montre un émail de type multisérié. En section, le contour est triangulaire, la bande d'émail épaisse occupe la face antérieure et ne revient que très légèrement sur les côtés (diamètres d'une section : 2,4 × 1,3 mm).

L'ultrastructure de l'émail de l'incisive supérieure a été examinée par J. Rodde, de la Faculté d'Odontologie de Lyon, qui en a conclu au type multisérié. Récemment, une étude plus complète sur l'émail des incisives des Pedetidae et des Ctenodactyloidea a été publiée par Martin (1995) qui constate la même structure multisériée chez *Diatomys*, *Megapedetes* et *Pedetes*, confortant notre hypothèse ancienne de la dérivation des Pedetidae à partir de *Diatomys*. Comme on le verra plus bas, cette hypothèse est caduque.

P4 : le bord antérieur oblique est plus développé du côté labial ; quelques spécimens montrent un léger bourrelet basal à cet endroit, différant en cela de *D. shantungensis* qui porte deux tubercules sur le cingulum basal. Sur les dents très fraîches, le paracône apparaît rond et le protocône elliptique et légèrement plus distal ; par usure, il y a fusion progressive de ces tubercules en un paralophe. Le métalophe, plus élevé, a une face antérieure concave ; sur les germes dentaires, on peut y distinguer un hypocône plus distal que le métacône et légèrement plus élevé ; on peut même noter un reste de postérolophe labial. Le côté labial de la dent est plus long que le côté lingual. La dent a quatre racines ; les deux racines antérieures sont souvent partiellement fusionnées par leur face postérieure ; les racines antérolabiale et postérolabiale sont les plus grosses. La muraille distale montre une facette de contact avec la M1, haute et étroite.

Ces dents sont totalement dépourvues de l'entérostyle présent chez *Fallomus*.

Notons ici que les dents qualifiées de prémolaires sont en réalité des dents lactéales persistantes. Il en est de même pour les p4.

M1 ; le bord antérieur n'est pas parfaitement transversal ; sa partie labiale est légèrement plus antérieure, montrant parfois un minuscule bourrelet basilaire labial, plus faible cependant que sur la P4. Le lophe antérieur est droit. Quand les dents sont un peu usées, il apparaît formé de deux surfaces d'usure elliptiques : une petite, en position linguale (le protocône), l'autre plus allongée, en position labiale (le paracône). Sur les dents plus usées encore, les deux surfaces d'usure se fusionnent. Le lophe postérieur, plus haut, est concave vers l'avant. Sur les dents un peu usées, on distingue une branche linguale et une branche labiale. Cette dernière est plus longue que la linguale. La vallée centrale entre les deux lophes a la même largeur et la même profondeur lingualement que labialement. Les dents sont plus longues que larges. La racine antérolabiale est la plus grosse des quatre racines.

M2 : ces dents ont une morphologie très semblable à celle des M1, mais leur largeur dépasse leur longueur, leur couronne est plus haute, les

murailles distales plus courbes et les racines ont une implantation légèrement oblique tandis que celles des M1 étaient verticales. Le lophe postérieur est moins courbé que sur M1.

M3 : sur ces dents la moitié postérieure est réduite ; le bord labial est plus long que le bord lingual. Le premier lophe est coudé en V avec une nette indentation au milieu de sa face postérieure ; le deuxième lophe, court, est le plus souvent transversal. Sur les dents fraîches, on reconnaît le métacône rond et isolé, plus petit que l'hypocône. Une dent montre une connexion linguale étroite et haute entre les deux lophes. Les racines postérieures sont en grande partie fusionnées et divergent fortement vers l'arrière. La racine antérolabiale est la plus antérieure ; elle est parfois dédoublée. Le pourcentage des germes dentaires est plus élevé que pour les autres dents, dénotant un probable retard à l'irruption de M3. La variabilité de taille est considérable, l'ellipse de répartition (L/l) englobe largement l'ellipse de M2.

i1 : l'incisive inférieure a une section plus elliptique que la supérieure ; elle présente une légère torsion longitudinale et sa bande d'émail montre une très légère côte en relief en son milieu (diamètres d'une section : 2,0 × 1,45 mm). L'ultrastructure de son émail est identique à celle de l'incisive supérieure.

p4 : c'est une dent triangulaire munie de trois racines dont deux postérieures, la racine linguale étant la plus grosse. Les cuspides linguales sont plus hautes que les labiales. Sur les dents faiblement usées on peut reconnaître cinq cuspides. L'antéroconide rond est relié au métaconide elliptique. Le protoconide, également elliptique et légèrement plus distal que le métaconide, est isolé sur les germes dentaires ; avec l'usure il rejoint labialement l'antéroconide (deux dents sur quatre-vingt-dix-sept montrent une connexion transversale entre le protoconide et le métaconide). L'usure augmentant, ces trois cuspides fusionnent pour former une crête en V dont la branche labiale est légèrement plus longue. Une grande vallée transversale sépare les trois tubercules antérieurs des deux tubercules postérieurs. Les deux tubercules postérieurs sont toujours reliés ; l'entoconide est plus gros et moins distal que l'hypoconide. L'usure de la dent transforme ces deux cuspides en une crête transversale, mais un sillon médian persiste souvent sur la face postérieure de ce lophide, indiquant la limite des deux cuspides fusionnées. Deux dents sur quatre-vingt-dix-sept montrent un très faible bourrelet basal postérieur, vestige d'un cingulum. Or ce cingulum est très nettement reconnaissable sur le spécimen de Shanwang (Li Chuan Kuei 1974, fig. 1) ainsi que sur les spécimens de Shuanggu. Une facette de contact avec la m1 s'observe sur la moitié inférieure de la muraille distale. Le protoconide émet généralement une crête descendante labiale postérieure, parfois élevée, plus rarement isolée sous forme d'un ectostylide. Il peut y avoir également une crête labiale antérieure du protoconide, qui tend à se réunir à l'antéroconide.

La dent de Murree figurée par de Bruijn *et al.* (1981, pl. III, fig. 7) sous la désignation de « ? Chapattimyidae ? Cricetidae sp. » est interprétée ici comme une p4 g. Elle diffère de la dent correspondante de Li par la présence d'un gros mésostylide et d'un postéroconide net. La p4 de *Diatomys liensis* diffère de celle de *D. shantungensis* par son lophide postérieur rectiligne, la position non reculée et l'isolement (sur les dents peu usées) du protoconide, ainsi que par ses dimensions plus faibles.

m1 : leur largeur est plus faible que leur longueur ; la muraille mésiale présente souvent un léger bourrelet basal. Le lophide antérieur est nettement recourbé sur son bord labial ; le lophide postérieur, rectiligne, plus court, se termine avant d'atteindre le bord labial. Sur cinquante-huit des quatre-vingt-dix dents examinées, on trouve sur ce bord une petite cuspide basilaire ronde (ectostylide).

Comme pour toutes les dents inférieures, les cuspides linguales sont plus élevées que les cuspides labiales. Le lophide postérieur est plus bas que l'antérieur ; la différence du relief diminue par usure.

Comme pour les autres molaires inférieures, il y a quatre racines : les deux linguales sont plus grosses que les labiales.

m2 : elles se reconnaissent à leur très forte largeur. Le lophide antérieur est moins coudé sur le bord labial ; la cuspide accessoire labiale est moins fréquente. Souvent la racine antérolabiale devient bifide. Les racines postérieures, surtout la labiale, ont une implantation divergente.

Comme pour les m1, les m2 présentent une facette de contact sur la face distale ; cette facette est toujours située assez bas sur la couronne.
m3 : les m3 se reconnaissent à l'absence de facette de contact sur la face distale et à la fusion plus ou moins prononcée des deux racines postérieures qui divergent vers l'arrière. Ces dents sont les plus longues de la série inférieure ; leur largeur est intermédiaire entre celle des m1 et celle des m2.

Squelette
Quelques éléments du squelette appendiculaire ont pu être attribués à *Diatomys liensis*, grâce à trois arguments convergents : (1) leur morphologie est typiquement celle d'un rongeur ;

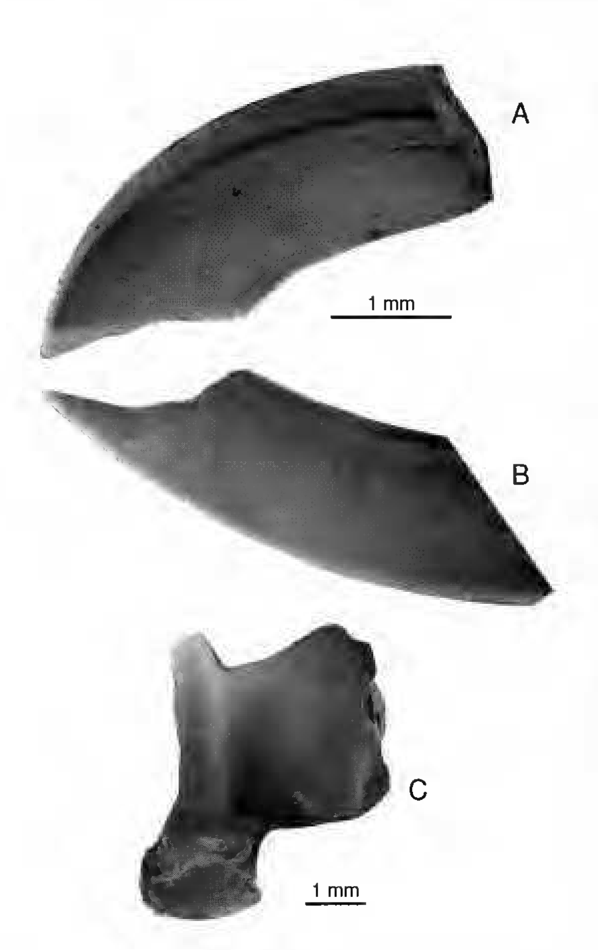


FIG. 22. — *Diatomys liensis* : **A**, I1 droite (T Li 178), face interne ; **B**, I1 gauche (T Li 178), face externe ; **C**, astragale gauche (T Li 190), face proximale.

(2) *Diatomys* est d'une taille très largement supérieure à celle de tous les autres rongeurs du gisement et les ossements retrouvés lui correspondent dimensionnellement ; (3) la relative abondance de ces restes osseux convient enfin à *Diatomys liensis*, qui est, après *Potwarmus thailandicus*, l'animal le plus abondant du gisement.
Humérus. Il est représenté par une extrémité distale. Celle-ci est très aplatie antéro-postérieurement comme chez de nombreux rongeurs, tels *Ctenodactylus*, *Felovia*, *Marmota*, *Geomys*, *Sciurus* ou *Hypogeomys*, à l'encontre d'autres rongeurs comme *Cavia*, *Pedetes* ou *Megapedetes*. La surface d'articulation avec les os de l'avant-bras est relativement simple et allongée transversalement comme chez *Sciurus*, *Ctenodactylus* et les carnivores ; mais moins que chez *Geomys*. L'entépicondyle est bien développé comme chez *Marmota*, *Sciurus*, mais un peu moins que chez *Ctenodactylus* et *Massouteria*. Il y a une arcade entépicondylienne comme chez *Sciurus*, *Glis* et de nombreux rongeurs, à l'encontre de *Marmota*, *Geomys*, *Pedetes*, *Megapedetes* et *Ctenodactylus*. L'extrémité proximale de cette arcade est située sur une crête qui se trouve à l'aplomb de la lèvre interne de la trochlée articulaire. Une telle disposition est curieusement identique à celle du rat de Gambie (*Cricetomys*). Il existe un foramen supratrochléen. La face postérieure de l'os est très plate et la fosse olécranienne peu profonde et allongée transversalement. Cette fosse est dominée proximalement par un petit plateau marqué par une très légère dépression qui correspond à la surface d'insertion du muscle anconeus brevis. Finalement l'humérus, dans sa partie distale, ressemble plus à celui de *Sciurus* et d'*Hypogeomys*. Il ressemble assez à celui de *Ctenodactylus* dont il se différencie surtout par la présence d'une arcade entépicondylienne et est par contre extrêmement éloigné de celui de *Geomys*.
Fémur. Il est représenté par une extrémité proximale. La tête est relativement bien détachée du corps de l'os, le grand trochanter est sensiblement plus élevé. Il est de plus usé sur notre spécimen et il devait être nettement plus haut. La fosse digitale est profonde, courte, peu haute. Le deuxième trochanter (ou trochin) est fort et bien en relief sur la face postérieure de la diaphyse ; il n'est absolument pas déporté médianement.

Cette disposition est rare chez les rongeurs, chez qui, en général, le trochin est très étalé médianement (par exemple chez *Felovia, Sciurus, Geomys, Pedetes*). Il se rapproche morphologiquement plus de celui de *Cavia* et des artiodactyles. Le fémur de *Ctenodactylus* semble occuper une position intermédiaire, avec une tête articulaire moins détachée du corps de l'os qu'à Li, une fosse digitale assez semblable, mais un trochin plus poussé médialement.

Astragale. Il est représenté par sept spécimens. (Le spécimen figuré mesure : L totale = 5,33 mm ; l corps = 3,88 mm ; l tête naviculairienne = 2,23 mm). L'os est ramassé sur luimême et trapu. La tête est courte et non régulièrement ronde, mais sa surface articulaire montre, en *norma verticalis*, une partie antérieure allongée transversalement et une partie interne assez brusquement perpendiculaire à la première, comme chez *Ctenodactylus* et *Massouteria*. Le col est très court. Le corps de l'os est subcarré, cependant plus large que long. La poulie articulaire avec le tibia est profonde et la lèvre interne étroite et très pincée. Sur la face inférieure, les deux surfaces d'articulation avec le calcanéum sont bien séparées, comme chez les carnivores, la plupart des rongeurs, contrairement à *Ctenodactylus, Felovia* et *Massouteria* chez qui ces deux surfaces articulaires sont fondues en une seule. Par ses proportions générales, l'astragale de *Diatomys* ne diffère de celui de *Geomys* que par un col plus court et une curieuse crête osseuse reliant la partie latérale de la tête de l'astragale à l'avant de la trochlée. Par contre, nos astragales de Li sont très différents de ceux de *Pedetes* et *Megapedetes* chez qui l'adaptation au saut se marque par un extrême allongement du col, une tête sans articulation médiane, une surface articulaire calcanéenne antérieure très étroite, aux dépens de la postérieure, beaucoup plus large et profonde. Cette adaptation au saut est ancienne puisqu'elle existe déjà chez *Megapedetes pentadactylus* du Miocène inférieur de Rusinga Island (MacInnes 1957) et chez *Parapedetes namaquensis* d'Elisabethfeld dont l'âge est estimé à 20 Ma (Mouret-Chauviré *et al.* 1996).

Discussion

Lors de la création de l'espèce *D. liensis* en 1985, nous avons rapporté le genre *Diatomys* aux Pedetidae en raison de la grande similitude de la morphologie dentaire, tant sur les prémolaires que sur les molaires. Les *Megapedetes* montrent par rapport à *Diatomys* un début d'hypsodontie qui peut être responsable de la réduction du nombre des racines et d'une usure des lophes produisant des surfaces planes au lieu de surfaces obliques. Mais en l'absence d'autres arguments, en particulier de l'adaptation au saut, si caractéristique des Pedetidae, ces ressemblances dans la morphologie dentaire pourraient également refléter une simple convergence au lieu d'expliquer une parenté phylétique.

L'astragale de *Diatomys liensis* ne montre aucun caractère d'adaptation au saut, et la partie antérieure du squelette de *Diatomys shantungensis*, trouvée en connexion avec le crâne (Li Chuan Kuei 1974, pl. II), montre un membre antérieur ayant les proportions normales pour un rongeur quadrupède non sauteur, alors qu'il est très réduit chez les Pedetidae, qui ont acquis la bipédie par bonds dès le Miocène inférieur. *Diatomys* est d'autre part, par sa morphologie dentaire, bien différent des Geomyidae avec lesquels Li Chuan Kuei l'avait comparé, et différent aussi des Chapattimyidae, à l'intérieur desquels Flynn *et al.* (1986) placent le genre *Fallomus*, qui selon nous est assez voisin de *Diatomys*. Aussi concluons-nous que ces deux derniers genres, ou tout au moins le dernier, constitue(nt) une famille particulière, que nous nommons les Diatomyidae nov.

Le genre *Fallomus* ne semble différer de *Diatomys* que par une structure dentaire un peu plus complexe (conservation d'un mésostyle à P4 ainsi que d'un ectostylide et d'un cingulum antérieur aux dents jugales inférieures) et la présence de dents lactéales soumises à remplacement. Il constitue un bon ancêtre plausible pour *Diatomys*.

Superfamille Muroidea Miller *et* Gidley, 1918
Famille Cricetidae Rochebrune, 1883
Genre *Democricetodon* Fahlbuch, 1964

Espèce-type. — *Cricetodon minor* Lartet, 1851 = *Democricetodon brevis crassus* Freundenthal, 1969.

Democricetodon kaonou n.sp. (Fig. 23A)

Democricetodon sp. – Mein *et al.* 1990, fig. 8.

TYPE (et pièce unique). — m1 d (T Li 191) = 1,41 (et non 1,14 comme il a été écrit par erreur en 1990) × 0,85 mm (Fig. 23A).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — De deux mots thaï : *kao*, ancien et *nou*, la souris.

DIAGNOSE. — *Democricetodon* relativement grêle, à mésolophide bien développé et entomésolophide présent.

DESCRIPTION

La m1 serait complète si l'émail n'avait pas disparu à l'avant du côté labial. Elle peut cependant servir de type. Cette dent présente les caractères du genre *Democricetodon* : mésolophide moyen, sinuside médian, présence d'un ectomésolophide. Le mésolophide est ici plutôt long. La connexion antéroconide-protoconide est linguale et le métalophulide, à orientation parfaitement transversale, rejoint l'antérolophulide. Un vestige de cingulum basal est encore visible.

DISCUSSION

La présence d'un ectomésolophide et l'importance moyenne du mésolophide n'existent chez aucune espèce actuellement connue de *Democricetodon*, excepté *D. kohatensis* qui est cependant d'une taille très nettement supérieure. Il s'agit donc d'une espèce nouvelle, qui semble bien être l'ancêtre de *D. kohatensis*. Wessels *et al.* (1982) ont signalé *D. kohatensis* dans le Chinji (localité 107, estimée à 12-13 Ma) et Lindsay (1987) l'a retrouvée dans des niveaux datés de 16 Ma.

La présence d'un ectomésolophide aux molaires n'est actuellement connue en Asie que sur les deux espèces *D. kaonou* et *D. kohatensis* et en Europe sur les espèces du groupe *D. gaillardi* (*D. gaillardi* et *D. brevis*). Mais chez ces formes européennes les dents sont larges, les lophides épais et le mésolophide long, alors que sur *D. kohatensis* et *D. kaonou* les dents sont plus étroites, les lophides amincis et le mésolophide de longueur moyenne. Il s'agit donc nettement de deux groupes distincts de *Democricetodon*, malgré sans doute d'étroits liens de parenté.

Genre *Spanocricetodon* Li, 1977

ESPÈCE-TYPE. — *Spanocricetodon ninjensis* Li, 1977.

Spanocricetodon janvieri n.sp. (Fig. 23B, C)

Spanocricetodon kahni de Bruijn *et al.* – Mein & Ginsburg 1985, fig. 16.
Democricetodon sp. – Mein *et al.* 1990, figs 6, 7, *non* fig. 8.

TYPE. — M2 d (T Li 192) = 1,21 × 1,12.

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

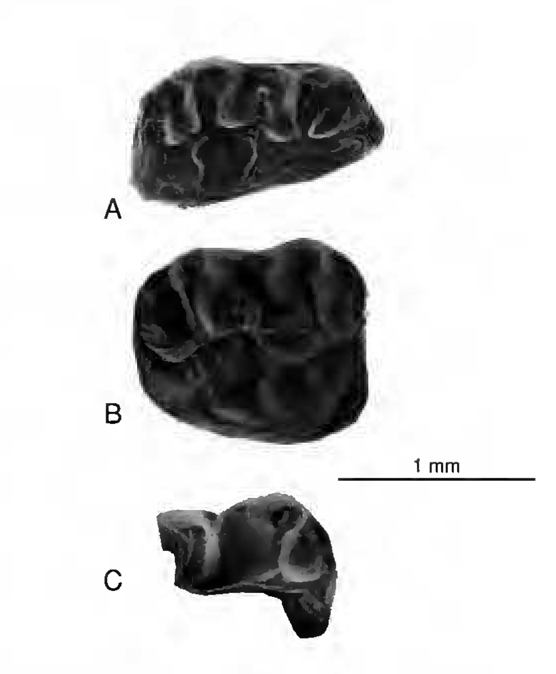


FIG. 23. — A : *Democricetodon kaonou* n.sp., m1 droite (T Li 191, holotype). B, C : *Spanocricetodon janvieri*, B, M2 droite (T Li 192, holotype) ; C, m1-2 gauche (T Li 195).

Derivatio nominis. — En l'honneur de Philippe Janvier, qui nous a incité à aller rechercher des mammifères en Thaïlande.

Matériel. — Mesures en millimètres :
M2 d (T Li 192, holotype) = 1,21 × 1,12 (Fig. 23B).
M2 g (T Li 193) = 1,23 × 1,12 (Mein & Ginsburg 1985, fig. 16).
M2 g (T Li 193) = 1,35 × 1,16 (Mein *et al.* 1990, fig. 6).
M2 g (T Li 193) = 1,14 × [1,06].
M3 d (T Li 194), fragment antérolabial.
m1-2 g (T Li 195), fragment postérieur (Fig. 23C).
m3 g (T Li 196) = 1,19 × ? (Mein *et al.* 1990, fig. 7).

Diagnose. — *Spanocricetodon* de grande taille (plus grand que toutes les espèces actuellement décrites), dont les molaires, principalement M2, ont des lophes et lophides extrêmement minces tandis que les cuspides sont repoussées vers le bord de la dent (bord lingual pour les dents inférieures et bord labial pour les dents supérieures) ; m3 dépourvue de mésolophide.

Description

M2 est représentée par quatre spécimens homogènes par leur morphologie. Les cuspides labiales ne sont renflées que dans la portion labiale et se prolongent par des lophes bas et étroits. Le paracône est relié à la crête longitudinale par un protolophule double dans trois dents sur quatre et la connexion antérieure, qui s'insère sur la préprotocônecrista, est plus haute que la connexion postérieure reliée à la postprotocônecrista au point d'inflexion du sinus ; cette connexion postérieure, sur une des trois dents à protolophule double, atteint la base du mésolophide ; la quatrième dent, à protolophule simple, montre une connexion postérieure incomplète qui, partant de la crête longitudinale, n'atteint pas le protocône. Le protolophule antérieur et le métalophule sont parallèles et très peu inclinés vers l'avant. Le mésolophe est de longueur moyenne. Il peut être aussi élevé que les lophules un peu plus bas. Une dent montre deux minuscules crêtes parallèles dans le fond du mésosinus entre le mésolophe et le métalophe. Le cingulum antéro-lingual est bien développé sur deux dents ; il est limité à sa partie antéro-linguale sur la troisième et complètement atrophié sur la quatrième. Le sinus est d'orientation transversale sur deux dents, et incliné vers l'avant sur les deux autres.

La cuvette centrale du mésosinus peut renfermer des petites crêtes supplémentaires transversales : une en avant du mésolophe sur une dent, deux en arrière du mésolophe sur une deuxième dent ; les deux dernières dents n'ont pas de crête supplémentaire. Enfin, le bord labial de la dent est légèrement relevé entre le paracône et le métacône.

La structure de ces M2 est très comparable à celle de *Spanocricetodon khani*. Elles s'en distinguent néanmoins par une taille plus forte.

Le fragment de M3 est trop incomplet pour montrer des caractères notables.

Le fragment de m1-2 consiste en un arrière de dent montrant la portion linguale à partir du métaconide et la portion labiale à partir de l'hypoconide. Le métaconide semble parfaitement transversal et la vallée postérieure (postérosinuside) est beaucoup moins profonde que la vallée centrale (= mésosinuside). L'entoconide est renflé uniquement dans sa partie linguale et est relié à la crête longitudinale par un hypolophulide transversal et très mince aboutissant en avant à l'hypoconide. Enfin, la dent est totalement dépourvue de mésolophide. Ce caractère l'écarte sans conteste du genre *Democricetodon*.

La m3 (Mein & Ginsburg 1990, fig. 7) a la structure de M3 de *Democricetodon* et de *Spanocricetodon* mais est totalement dépourvue de mésolophide et semble bien appartenir à la même forme que la m1-2 précédente.

Discussion

Toutes les dents décrites ci-dessus ont en commun une forte taille et des cuspides (labiales pour les dents supérieures, linguales pour les inférieures) renflées dans leur portion périphérique et reliées à la crête longitudinale par des lophes (et lophules) très étroits.

La m1-2, dépourvue de mésolophide, ne peut de ce fait être attribuée à un *Democricetodon*. Nous la rattacherons au genre *Spanocricetodon*, qui présente ce même caractère. Les quatre M2 et la m3 ne présentent aucun caractère qui s'oppose à cette détermination et, tant morphologiquement que dimensionnellement, forment un ensemble homogène. Aussi attribuerons-nous l'ensemble du matériel à *Spanocricetodon*, genre actuellement connu uniquement en Asie. Remarquons pour finir que le *Spanocricetodon* de Li Mae Long, le

plus grand des *Spanocricetodon* connus, est à peine plus petit que le *Democricetodon franconicus*, qui est le plus ancien (Burdigalien d'Erkertshofen) *Democricetodon* d'Europe, et dont le mésolophe est plus court.

Famille RHIZOMYIDAE Miller *et* Gidley, 1918
Genre *Prokanisamys*
de Bruijn, Hussain *et* Leinders, 1981

ESPÈCE-TYPE. — *Prokanisamys arifi* de Bruijn, Hussain *et* Leinders, 1981.

Prokanisamys benjavuni
(Mein *et* Ginsburg, 1985)
(Fig. 24)

Kanisamys benjavuni n.sp. Mein *et* Ginsburg, 1985, figs 10-15.
pars ? *Prokanisamys benjavuni* (Mein *et* Ginsburg) – Jacobs *et al.* 1989, *non* fig. 7.

TYPE. — m3 gauche (T Li 203) = 1,87 × 1,68 (figurée Mein & Ginsburg 1985, fig. 15).

MATÉRIEL. — Dents mesurables :
19 M1 (T Li 197) (Fig. 24A).
14 M2 (T Li 198).
14 M3 (T Li 199).
14 m1 (T Li 200).
17 m2 (T Li 201).
8 m3 (T Li 202) (Fig. 24B).
m3 g (T Li 203, holotype) (Fig. 24C).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Espèce du genre *Prokanisamys* différant de *Prokanisamys arifi* par des M1 plus petites et des M3 plus grandes, une hypsodontie plus forte tout en restant modérée, des surfaces occlusales peu concaves par suite du développement de la lophodontie. Grande réduction de l'antérolophide qui disparaît même complètement sur m3. Hypolophulides jamais obliques vers l'arrière.

DESCRIPTION
La M1 montre une muraille linguale plus oblique que la muraille labiale et se poursuivant davantage vers le bas, si bien qu'en vue distale le bord lingual paraît bien plus développé (ce qui est classique chez beaucoup de dents semi-hypsodontes). Elle est également plus haute sur les dents non usées tant à l'arrière qu'à l'avant.

TABLEAU 2. — Tableau de mesures des molaires de *Prokasinamys benjavuni* en millimètres.

	Longueur				Largeur			
	n	min.	moy.	max.	n	min.	moy.	max.
M1	19	1,66	1,80	2,00	19	1,27	1,49	1,64
M2	14	1,54	1,66	1,80	13	1,47	1,58	1,72
M3	14	1,30	1,48	1,66	13	1,32	1,44	1,60
m1	13	1,65	1,83	2,00	14	1,10	1,23	1,40
m2	16	1,61	1,79	1,97	15	1,27	1,49	1,63
m3	7	1,57	1,78	1,93	9	1,33	1,47	1,70

L'antérolophe forme une crête transversale relativement courte et, sur les dents non usées, on peut y reconnaître deux petits antérocônes faiblement individualisés (un antérocône lingual et un antérocône labial). La liaison antérolophe-protocône est haute. Les vallées labiales présentent une certaine tendance à s'oblitérer avec l'usure de la dent. Le mésosinus est généralement plus profond que l'antérosinus. Le postérosinus, au contraire, n'est visible que sur les dents non usées, se transforme en postérofossette sur les dents légèrement usées et disparaît à un stade d'usure plus avancé. La crête longitudinale est en continuité directe avec le protolophule, tandis que la crête de liaison avec le protocône est plus basse et plus fine. Le protocône forme une cuspide oblique et le sinus qu'il délimite est très proverse (c'est-à-dire oblique vers l'avant). Quatre dents présentent un mésolophe court dirigé vers l'arrière, dix-neuf en sont totalement dépourvues. Le métalophule se recourbe distalement et rejoint le postérolophe. Un spécimen montre un métalophule vestigial et libre ; dans ce cas, le métacône est fortement relié au postérolophe. Sur une dent absolument non usée existe un léger abaissement entre l'hypocône et le postérolophe. Les dents sont triradiculées ; la racine linguale, bien développée, présente un sillon sur sa face externe ; la racine postéro-labiale est la plus petite ; la racine antérolabiale a un axe oblique.
On remarquera que les dents les plus larges sont toujours au moins moyennement usées.
M2 : les spécimens non usés ont un profil occlusal rectangulaire qui tend à devenir carré avec l'usure. On observe la même disposition relative

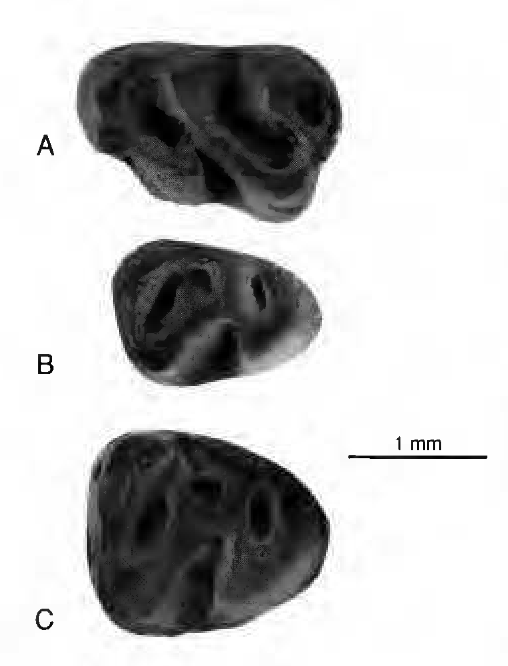


FIG. 24. — *Prokanisamys benjavuni* : **A**, M1 gauche (T Li 197) (1,87 x 1,47 mm) ; **B**, m3 gauche (T Li 202) (1,57 x 1,31 mm) ; **C**, m3 gauche (T Li 203, holotype) (1,87 x 1,68 mm).

des murailles externe et interne que sur M1. L'antérolophe, limité à sa partie labiale, est droit et se termine lingualement par un épaississement (antérocône) qui peut se poursuivre lingualement par une arête verticale plus ou moins nette. La M2 est dépourvue d'antérolophe lingual. Le protolophule, de direction transverse, rejoint la crête longitudinale à l'arrière du protocône sur la plupart des spécimens, à l'exception d'une dent sur laquelle le protolophe arrive face au protocône ; une autre dent est dépourvue de protolophe, montrant ainsi un paracône isolé.

La vallée labiale antérieure (= antérosinus) est souvent transformée en fossette par fermeture labiale sur les dents usées. La vallée médiane (mésosinus) a une ouverture plus profonde et ne s'obture labialement que sur les dents très usées. La vallée postérieure (postérosinus) est toujours réduite à une fossette dans les dents non usées et disparaît complètement dès que la dent est moyennement usée. Le mésolophe est généralement moyen et relativement épais. Sur trois dents, il est à peine indiqué. Les dents ont quatre racines par dédoublement complet de la racine linguale. De toutes les dents de *Prokanisamys benjavuni*, les M2 sont celles qui montrent la variabilité dimensionnelle la plus faible.

M3 est une dent arrondie, rétrécie en arrière et, comme la M2, dépourvue d'antérolophe lingual. Elle montre une petite arête verticale descendant de l'antérocône. Il y a une tendance générale précoce à la fermeture linguale du sinus, par une crête descendant de l'hypocône et déterminant une fossette linguale. La vallée antéro-externe est toujours transformée en fossette. Le protolophe aboutit le plus souvent à l'avant du protocône. Il existe généralement un mésolophe épais qui peut atteindre le bord lingual ; il est très court sur une dent, très bas et mince sur une autre et a totalement disparu sur une troisième. La vallée labiale médiane ne s'ouvre à l'extérieur que sur deux dents non usées ; partout ailleurs elle est transformée en une ou deux fossettes selon l'importance du mésolophe. La vallée postéro-labiale est également refermée en fossette, si bien que la plupart des dents montrent de quatre à cinq fossettes. Il y a trois racines ; la racine linguale, en position antérieure, est souvent partiellement fusionnée avec la racine antéro-labiale.

m1 est une dent allongée, rétrécie à l'avant, avec une muraille labiale plus oblique et plus haute que la muraille linguale. Sur les dents non usées l'arrière est plus haut que l'avant.

L'antéroconide forme une crête très peu renflée. Il jouxte toujours le métaconide en position haute. Cet antéroconide est également relié, dans la plupart des cas, au protoconide par une petite crête (antérolophulide) de position médiane. Dans quatre dents, cet antérolophulide n'existe pas ou est incomplet. Il existe un petit cingulum antéro-labial descendant de l'antéroconide et aboutissant sur la base antéro-labiale du protoconide. Le métalophulide, transverse, rejoint l'antérolophulide juste en avant du protoconide. Par usure, deux fossettides peuvent se former dans la partie antérieure de la dent, de part et d'autre de l'antérolophulide. Le métaconide est très allongé et se poursuit par une crête linguale, diminuant ainsi l'ouverture du mésosinuside. Il existe toujours un mésolophide de longueur moyenne à courte. Ce mésolophide peut, à son extrémité linguale, se recourber vers l'avant ; sur

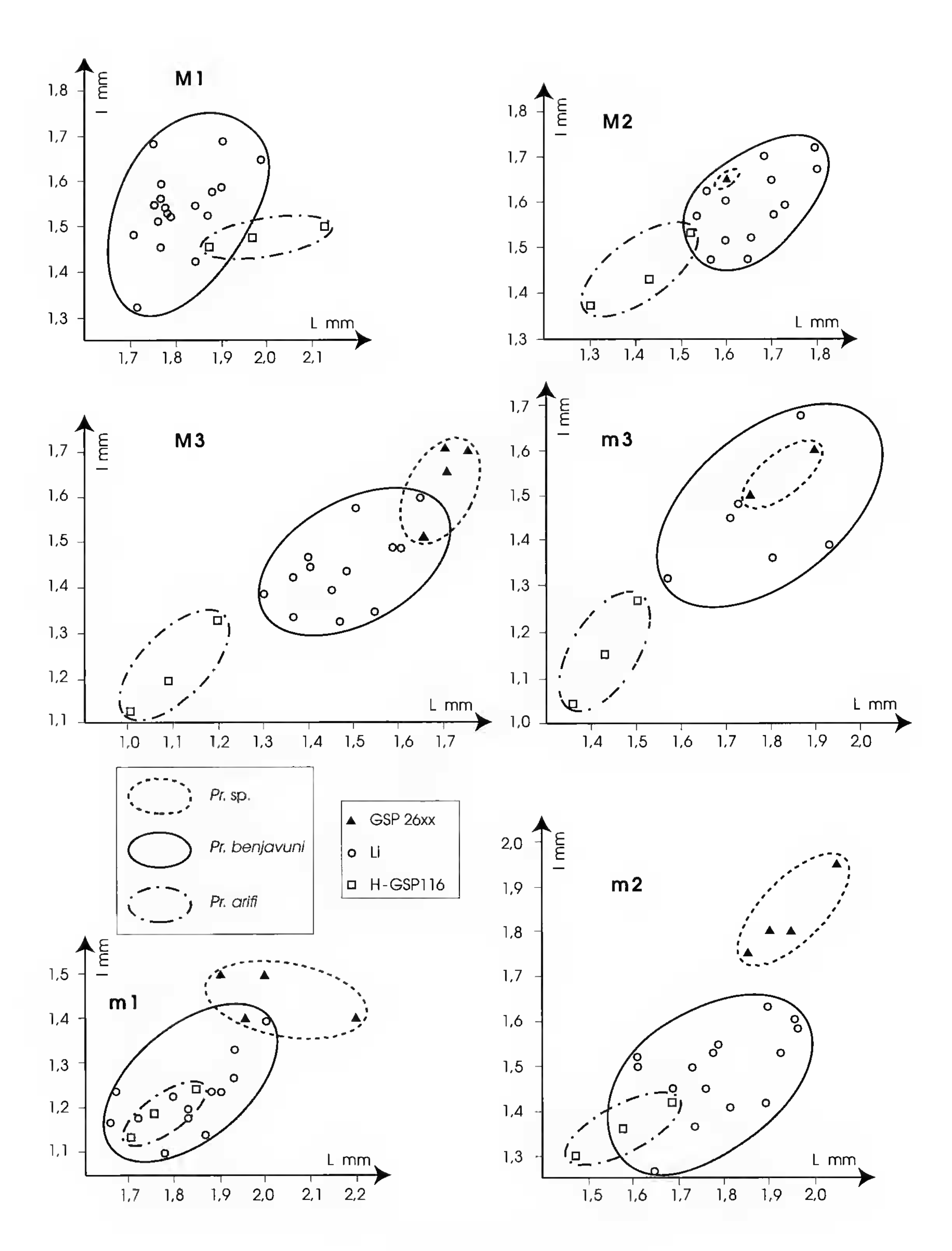


FIG. 25. — Diagrammes des molaires de *Prokasinamys*.

un spécimen cette partie recourbée rejoint l'antérolophulide, isolant ainsi une fossettide entre le mésolophide et le protoconide. Le sinuside est toujours très dissymétrique et tourné vers l'arrière. L'hypolophulide est transverse. Il rejoint la crête longitudinale juste à l'avant de l'hypoconide. Cet hypoconide se poursuit à l'arrière en un postérolophide qui s'abaisse lingualement avant de se refermer sur l'entoconide. La paroi labiale de l'hypoconide se poursuit en avant par une crête labiale descendante se refermant sur la base du protoconide. Cette dent est biradiculée ; la racine postérieure est toujours plus large que l'antérieure.

m2 est une dent rectangulaire, élargie selon les spécimens soit à l'avant, soit à l'arrière. La face labiale, bombée, a une hauteur latérale plus grande que la face linguale. Cependant, la couronne étant légèrement soulevée du côté lingual, c'est le métaconide qui se trouve le plus élevé sur les dents fraîches. Il existe un petit antérolophide labial formant une crête descendante et se reliant à mi-hauteur à la base du protoconide. Sur les dents plus usées, la vallée comprise entre l'antérolophide labial et le protoconide est transformée en une petite antérofossette qui disparaîtra à son tour sur les dents encore plus usées. Du côté lingual, la dent est généralement occupée par le métaconide et le métalophulide. Néanmoins, cinq dents montrent un vestige d'antérolophide lingual plus antérieur que le métaconide. Cet antérolophide lingual est toujours très mince et plus court que l'antéroconide. Une dent (Mein & Ginsburg 1985, fig. 14) montre une petite crête fine et basse reliant longitudinalement la base du métalophulide au mésolophide. Il y a un mésolophide moyen à court, épais, légèrement oblique vers l'avant en direction du métaconide. Sur un spécimen, ce mésolophide est transversal et rejoint l'entoconide. Le sinuside est fortement oblique vers l'arrière comme sur m1. L'hypolophulide est transverse et rejoint la crête longitudinale en avant de l'hypoconide. Ce caractère est différent de chez *Prokanisamys arifi* chez qui il est légèrement oblique vers l'arrière, contrairement à l'assertion de Jacobs *et al.* (1989 : 168). La crête longitudinale se rétrécit fortement au contact de l'hypoconide ; sur une dent l'hypoconide est même totalement isolé de cette crête. La face labiale de l'hypoconide peut se poursuivre antérieurement par une crête descendante qui limite l'ouverture du sinuside. L'ouverture de ce sinuside est très basse, si bien que même sur les dents bien usées, ce sinuside n'est jamais transformé en fossettide. L'hypoconide se poursuit en continuité vers l'arrière par un postérolophide qui se referme à mi-hauteur sur l'entoconide ; de ce fait, les dents moyennement usées auront une postérofossettide. La m2 est biradiculée. Les deux racines sont plus développées transversalement que sur la m1, en particulier la racine postérieure dont la largeur dépasse même celle de la couronne.

m3 est une dent rétrécie et moins haute à l'avant qu'à l'arrière. La face labiale est très inclinée et la face linguale verticale. La couronne est plus haute sur la face labiale que sur la face linguale. En vue frontale, le métaconide est la cuspide la plus haute. Il n'y a aucune trace d'antérolophide et c'est le métalophulide transversal qui forme le bord antérieur de la couronne. Le protoconide, très antérieur, occupe sur tous les spécimens l'angle antérolabial de la dent et la petite crête longitudinale est diagonale ; elle émet un mésolophide moyen dans cinq dents, court dans deux dents et inexistant dans quatre. Sur une dent existe une crête labiale descendant du sommet du protoconide et aboutissant à la base de l'hypoconide. L'hypolophulide est de direction légèrement postéro-labiale et rejoint la crête longitudinale à sa jonction avec l'hypoconide. Cette jonction est marquée par un rétrécissement de la crête. Sur une dent le mésolophide se courbe et se referme sur l'hypolophulide, formant ainsi une petite fossettide ; sur deux autres il est plus long et atteint le bord lingual, où il se referme sur une crête marginale reliant l'entoconide au métaconide. Cette crête marginale est pratiquement toujours présente et est parfois aussi haute que l'entoconide, et isole une mésofossettide dès le stade non usé. Le postérolophide s'abaisse à partir du postéroconide et se referme à mi-hauteur sur l'entoconide, isolant donc sur les dents usées une postérofossettide. La dent est biradiculée. La racine postérieure, de direction oblique, présente un sillon sur sa face antérieure tandis que la racine antérieure est très large, jusqu'à être aussi large que la couronne.

Discussion

En dépit d'une variabilité dimensionnelle relativement importante, en particulier celle des m3, l'unité morphologique ne permet pas d'envisager la présence de plus d'une espèce de Rhizomyidae dans le gisement de Li. Cette variabilité est nettement supérieure à celle de *Prokanisamys arifi*, ce que l'on peut expliquer par le développement de l'hypsodontie. En effet, l'hypsodontie a toujours tendance, par usure, à diminuer les longueurs et augmenter les largeurs. Il paraît de plus vraisemblable qu'au cours de la vie d'un individu, l'axe des dents pivote, modifiant l'aire de la surface occlusale. Un tel phénomène est d'ailleurs connu chez les périssodactyles semi-hypsodontes (Rhinocerotidae).

En 1985, nous avons attribué le Rhizomyidae de Li au genre *Kanisamys*. À l'époque, la seule m3 entière connue (et subséquemment choisie comme holotype) avait une longueur supérieure à celle des m1 que nous possédions. Depuis, notre échantillon s'est considérablement accru et il s'avère que la moyenne des longueurs des m3 est inférieure à celle des m1, ce qui correspond bien à la diagnose du genre *Prokanisamys*. Le changement d'attribution générique s'impose donc. Jacobs *et al.* (1989), disposant d'une hémimandibule avec les trois molaires conservées, ont d'ailleurs déjà proposé ce changement.

À propos du rapport de taille de m3 par rapport à m1, il nous semble qu'il serait judicieux de ne pas envisager le simple rapport des longueurs (Lm3/Lm1), mais celui des surfaces (L × l.m3/L × l.m1). Pour le *Prokanisamys arifi* H-GSP 111 de Banda Daud Shah au Pakistan étudié par de Bruijn *et al.* (1981), pour le *Prokanisamys benjavuni* de Li Mae Long et pour le spécimen GSP 26046 de la localité 640 étudié par Jacobs *et al.* 1989, ce rapport est le suivant :

P. arifi de Banda Daud Shah = 80

P. benjavuni de Li = 91

Spécimen GSP 26046 (loc. 640) = 96

La comparaison du *Prokanisamys benjavuni* de Li avec le spécimen GSP 26046 peut aller plus loin. Le degré d'hypsodontie de la M2 peut s'exprimer par le rapport de la hauteur sur la longueur. Pour la M2 paratype de *P. benjavuni* de Li (Mein & Ginsburg 1985, fig. 11), ce rapport est de 1,45/1,70 = 0,85. La M2 du Pakistan 26042, que nous avons pu examiner grâce à un excellent moulage, se trouve au même stade d'usure et a pour degré d'hysodontie 1,75/1,60 = 1,09. La dent du Pakistan est donc beaucoup plus hypsodonte et l'on aurait tendance à la considérer comme plus récente. Par contre, cette dernière dent présente une surface occlusale plus concave, avec les cuspides nettement en saillie au-dessus des lophes, tandis qu'à Li la surface est bien plus plane, les cuspides étant déjà grandement incorporées dans les lophes.

De même on note la persistance d'un antérolophide labial sur la m3 du spécimen GSP 26046 du Pakistan (*cf.* Jacobs *et al.* 1989, fig. 7), tandis que cette formation a disparu à Li. Ces deux caractères morphologiques indiqueraient un animal plus évolué à Li qu'au Pakistan. En présence de ces données contradictoires, on peut, ou on doit supposer que les deux Rhizomyidae considérés n'appartiennent pas à la même lignée.

De plus, l'examen des dimensions de chaque catégorie de dents montre des différences troublantes : si les m3 et la M2 du Pakistan tombent à l'intérieur des ellipses de Li, il n'en est pas de même pour les autres dents. Pour celles des m3 et de M3, les ellipses se chevauchent légèrement, tandis que celles correspondant à m2 sont très nettement séparées. Pour ces trois dents, la moyenne des longueurs est légèrement supérieure au Pakistan et la moyenne des largeurs encore plus supérieure au Pakistan. Le cas de la m2 est particulièrement démonstratif. Les cinq dents du Pakistan sont toutes plus larges que les quinze dents de Li. Les proportions de taille des dents de rang différent ne sont pas les mêmes sur la forme de Li et celle du Pakistan.

Flynn (1986) attache de l'importance à la surface occlusale des m2 pour démontrer la stase des différentes lignées. La surface (L × l) de la population de Li vaut 2,67 mm^2 tandis que celle de la moyenne des quatre dents dont il a donné les mensurations est de 3,54 mm^2, ce qui est un chiffre considérablement supérieur.

En conséquence, nous estimons que les spécimens étudiés par Flynn, et réunis par lui sous la dénomination de *Prokanisamys benjavuni*, non seulement ne correspondent pas à cette espèce, mais doivent appartenir à une, voire à plusieurs lignées différentes.

Famille DENDROMURIDAE Alston, 1876
Genre *Potwarmus* Lindsay, 1988

ESPÈCE-TYPE. — *Antemus primitivus* Wessels *et al.*, 1982.

Potwarmus thailandicus
(Jaeger, Tong, Buffetaut *et* Ingavat, 1985)

Antemus thailandicus n.sp. Jaeger et *al.*, 1985 : pl. I, fig. a-c. – Mein & Ginsburg, figs 1-6.

TYPE. — M1 gauche (Jaeger *et al.*, pl. I, fig. B).

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
168 M1 (T Li 204), 191 M2 (T Li 205), 81 M3 (T Li 206), 187 m1 (T Li 207), 208 m2 (T Li 208), 116 m3 (T Li 209) soit 951 molaires mesurables. Seules les dents en très bon état de conservation ont été mesurées.
Humérus d (T Li 210) distal, D médio-lat. = 3,0.
Cubitus g (T Li 211) proximal, D dorso-ventral, mesuré à la pointe de l'apophyse coronoïde = 1,35.
6 astragales d + 5 astragales g (T Li 212), L = 2,20-2,29-2,29-2,30-2,32-2,34-2,34-2,35-2,40-2,40-2,45.
6 calcanéums d + 2 calcanéums g (T Li 213), L = 3,9-3,95-3,98-4,0-4,02-4,07-4,12-4,27.

TABLEAU 3. — Tableau de mesures des molaires de *Potwarmus thailandicus* en millimètres.

		Longueur			Largeur		
	n	min.	moy.	max.	min.	moy.	max.
M1	51	1,42	1,62	1,82	0,93	1,03	1,14
M2	30	1,10	1,20	1,28	0,93	1,03	1,10
M3	39	0,78	0,85	0,91	0,84	0,91	0,98
m1	39	1,20	1,36	1,47	0,85	0,93	1,00
m2	33	1,12	1,22	1,29	0,90	1,01	1,08
m3	33	0,88	0,98	1,07	0,80	0,87	0,94

DESCRIPTION

Les molaires supérieures ont trois racines ; la racine linguale allongée mésio-distalement peut, sur la M3, fusionner avec la racine disto-labiale. Les fragments de maxillaire montrent que le foramen incisivum était mésial par rapport à l'alvéole de la racine antérieure de la M1, et que le palais était creux et large par rapport à la taille des dents.

M1 a un contour arqué, le bord labial étant concave. Tous les tubercules sont inclinés vers l'arrière, à l'exception de l'entostyle (t4) qui est vertical. L'antérocône est bien subdivisé en deux tubercules réunis par une crête basse ; sur le bord mésial de la dent, il y a un petit bourrelet cingulaire. De l'antérocône lingual part une crête cingulaire forte qui contourne le protocône et se termine dans le sinus. La terminaison distale de cette crête est généralement légèrement renflée. Quelques dents montrent un véritable entostyle, seule une dent sur quarante est totalement dépourvue de renflement. L'hypocône est plus distal que le métacône.

Les crêtes de liaison transversales protocône-paracône et hypocône-métacône sont basses. Des restes de crête longitudinale s'observent entre les tubercules majeurs, plus rarement à la base mésiale du protocône. Le bord labial peut présenter des petits bourrelets cingulaires à l'ouverture des vallées (antérostyle, mésostyle). Le postérolophe est long et bien net, jamais renflé en tubercule. Ces M1 diffèrent de celles d'*Antemus chinjiensis* et de *Potwarmus primitivus* par leur contour et la faiblesse du t4 qui n'est jamais isolé de la crête cingulaire linguale ; elles diffèrent de *P. minimus* par la taille plus grande et la quasi-absence de crête longitudinale.

M2 montre un antérolophe généralement isolé des cuspides majeures ; il est continu à partir du bord labial et se poursuit lingualement par un cingulum lingual jusque dans le sinus. Environ la moitié des dents montrent un épaississement en largeur et un renflement en hauteur (t4). La crête longitudinale est plus ou moins reconnaissable sur la moitié des dents sous la forme d'une crête peu élevée partant de la jonction métacône-hypocône et atteignant la base du protocône. Une dent montre une crête haute (antérolophule) partant du bord antérieur du protocône, atteignant l'antérolophe au milieu de la couronne. La M2 n'offre pas de différences notables avec celle de *P. primitivus*.

M3 possède un antérolophe continu sur le bord mésial ; parfois isolé (sept cas sur quatre-vingt), il est le plus souvent connecté à l'antérolophule. Au point de jonction avec l'antérolophule se développe parfois un petit renflement (deux cas sur quatre-vingt). Le paracône et le protocône sont réunis par une crête haute en chevron. Chez

A. chinjiensis, l'antérolophe ne conserve que ses deux extrémités (linguale et labiale). Le chevron, bien individualisé, est renflé en trois tubercules. Wessels *et al.* (1982 : 350) appliquent la nomenclature des Muridae en nommant ces tubercules t4, t5, t6. Les spécimens de Thaïlande permettent de comprendre que le tubercule central est de néoformation (antérocône) et n'est pas un protocône. Ce chevron pourrait se transcrire t5 - x - t6. L'arrière de la dent est très réduit en largeur ; on y reconnaît deux tubercules (hypocône et métacône) reliés par une crête de hauteur variable. Sept dents sur huit possèdent un court postérolophe rattaché à l'hypocône. La moitié des dents a conservé un endolophe, réunissant le protocône à l'hypocône. Aucune ne montre d'entostyle (t4). Une dent montre une crête cingulaire linguale. La structure de cette M3 rappelle celle de *P. primitivus*.

Toutes les molaires inférieures ont deux racines. m1 montre un antéroconide consistant en une crête plus ou moins basse, denticulée, avec souvent une légère bilobation à son sommet ; parfois cette crête se renfle en un petit tubercule. Le cingulum labial est très développé, partant presque au contact de l'antéroconide avec une terminaison légèrement renflée, et se poursuivant labialement au protoconide. Sur vingt-sept dents examinées, il s'arrête sur la face antérieure de l'hypoconide onze fois, et dans quatorze cas, il franchit labialement l'hypoconide pour fusionner avec le cingulum postérieur. Ce cingulum labial peut présenter un petit épaississement dans le sinuside. Les cuspides antérieures (protoconide et métaconide) sont verticales tandis que les cuspides postérieures (hypoconide et entoconide) sont légèrement penchées vers l'avant. Les connexions transversales entre couples de tubercules sont faibles et basses. Le métaconide n'est pas relié à l'antéroconide. Le cingulum postérieur forme une crête longue et basse. Quelques dents montrent en outre une petite crête cingulaire linguale entre métaconide et entoconide. La forme de l'antéroconide, celle du cingulum postérieur, la verticalité du couple protoconide-métaconide, les vestiges de crête longitudinale distinguent cette forme de *P. primitivus* et d'*A. chinjiensis*.
m2 est plus large à l'arrière qu'à l'avant. L'antérolophide labial est souvent isolé des cuspides majeures et rejoint parfois le métaconide ; il se poursuit par un cingulum labial qui contourne le protoconide et peut éventuellement rejoindre le cingulum postérieur (onze dents sur trente-cinq). Les tubercules labiaux sont ronds, les tubercules linguaux plus allongés transversalement. Des restes de connexion longitudinale peuvent s'observer entre la face postérieure du protoconide et le point de jonction hypoconide-entoconide, ainsi qu'à partir du cingulum postérieur en direction de la face linguale de l'hypoconide. Le maximum de largeur situé à l'arrière, le grand développement de la marge cingulaire et de son cingulum distinguent cette forme des autres *Antemus*.
m3 est une dent relativement grosse, de contour triangulaire, et à moitié postérieure très réduite. L'antérolophide est continu depuis la base mésiale du métaconide sur neuf dents. Sur huit autres dents, il est interrompu mésialement au protoconide et subdivisé en une partie transversale (antérolophide lingual) qui n'atteint pas le bord lingual de la dent et une partie arquée (antérolophide labial) qui rejoint la base labiale du protoconide. Dans onze dents sur dix-sept, le cingulum labial franchit le protoconide et atteint la base de l'hypoconide ; dans les six autres cas un cingulum labial limité occupe le sinuside. L'hypoconide est en position médiane, l'antéroconide réduit est rejeté sur le bord lingual en position plus mésiale ; ces deux tubercules sont généralement unis par une petite crête. Un spécimen est dépourvu d'entoconide. L'existence d'une portion linguale à l'antérolophide caractérise cette espèce.
Quelques portions de mandibules ont été recueillies, elles montrent que le diastème est oblique et peu profond. La crête massétérienne supérieure est à peine indiquée ; elle se termine mésialement sans renflement en dessous de la racine antérieure de la première molaire, à la même hauteur que le foramen mentale mais non à son contact. L'incisive inférieure est lisse et n'est pas particulièrement grêle. Le foramen mentale est légèrement visible en vue occlusale. La branche montante de la mandibule prend naissance à la limite entre m2 et m3.

Squelette
Quelques éléments du squelette ont pu être attri-

bués à *Potwarmus thailandicus*. Nous les avons principalement comparés au Dendromurinae *Deomys ferrugineus*.

Humérus. Représenté par une extrémité distale, il est extrêmement proche de *Deomys ferrugineus* : même aplatissement dorso-ventral, même étirement transversal (ou médio-latéral) de la fosse olécrânienne et de l'articulation avec l'avant-bras, même importance de l'entépicondyle (= épicondyle médial) et même présence d'une arcade entépicondylienne. Il y a cependant quelques différences : sur le fossile de Li l'ouverture du canal de l'arcade entépicondylienne est plus large, la lame épicondylienne, sur laquelle s'insèrent les muscles extenseurs des doigts et du métacarpe, un peu moins développée, et le condyle articulaire d'articulation avec le radius plus rond. Ce dernier point suggère une facilité plus grande dans les mouvements de pronation-supination pour l'animal de Li. Un autre Dendromurinae, *Steatomys*, montre par contre un humérus totalement dépourvu d'arcade entépicondylienne, mais avec une crête épicondylienne latérale bien plus développée que chez *Deomys*. L'os complet est aussi beaucoup plus court.

Cubitus. Représenté par une moitié proximale, il présente le même profil latéral que *Deomys ferrugineus*, ainsi qu'un olécrâne de même proportion, avec une face interne (ou médiale) plane et limitée de la face dorsale par une crête aiguë ; mêmes proportions également de la grande et de la petite cavités sigmoïdes et même carène aiguë limitant la face latérale de la face médiale sur toute la longueur de l'os en dessous des surfaces sigmoïdes. Il y a aussi quelques différences : notre fossile est plus étroit latéro-médialement, la face latérale est creusée d'un sillon plus large et, sur la face médiale, juste sous la grande cavité sigmoïde existe une petite fosse nettement plus importante et plus creuse.

Astragale. Il a les mêmes proportions générales que celui de *Deomys ferrugineus*. Le corps de l'os en a les proportions et la poulie tibiale en a les mêmes caractéristiques, avec un axe très déplacé médialement et une lèvre médiale étroite et serrée. La tête a aussi les mêmes proportions. Le col a la même morphologie, avec, en particulier, la même crête oblique rejoignant la partie plantaire de la lèvre latérale et la poulie tibiale. Sur la face plantaire, les deux surfaces articulaires avec le calcanéum sont identiques, la médiale étroite et allongée, la latérale large et oblique, et sont séparées l'une de l'autre par un large sillon. La seule différence avec l'astragale de *Deomys* est un col un peu plus court. La surface naviculaire semble également montrer une facette articulaire médiale (perpendiculaire à la facette principale orientée distalement) un peu plus réduite.

Calcanéum. Il montre, par rapport à *Deomys*, les mêmes proportions entre les deux surfaces articulaires avec l'astragale, la même morphologie de la surface articulaire avec le cuboïde, le même sustentaculum tali mince et la même carène aiguë séparant, sur la face proximale, la face latérale de la face médiale du manubrium. Si ces détails morphologiques sont identiques, les proportions générales sont par contre différentes par allongement général de la forme actuelle. Le manubrium de la *Deomys* est plus allongé, ainsi que la partie située en avant des surfaces articulaires astragaliennes. Cet allongement correspond bien à celui observé plus haut sur le col de l'astragale. L'allongement du calcanéum n'est cependant pas la règle chez les Dendromurinae actuels puisque chez *Steatomys*, le calcanéum est encore plus court que chez le *Potwarmus* de Li, il en est de même pour le col de l'astragale.

Discussion

Potwarmus thailandicus montre des caractères nettement archaïques par rapport à *Antemus chinjiensis* Jacobs, 1977 et *Potwarmus primitivus* Wessels *et al.*, 1982 : vestiges des crêtes longitudinales, grandes crêtes cingulaires très peu renflées en tubercules, m3 et M3 comparativement moins réduites. Cette forme peut constituer un ancêtre plausible pour les deux espèces de Chinji. De Bruijn & Hussain (1984 : 194) mentionnent dans le site 81.14 de la Lower Manchar Formation un *Antemus* sp. dont la description succincte semble bien correspondre avec celle de *P. thailandicus*.

Jacobs (1977) et Wessels *et al.* (1982) ont souligné les affinités d'*Antemus* avec les Muridae. Jaeger *et al.* (1985) ont montré les affinités d'*Antemus* avec les Dendromurinae. Il est en effet très vraisemblable que les Dendromurinae proviennent de *Potwarmus* archaïques ayant gagné l'Afrique tandis qu'*Antemus chinjiensis* ayant

acquis un t1 reste le meilleur ancêtre possible pour les Muridae.

Lindsay (1988) a divisé les espèces du genre *Antemus* en deux genres. Selon cet auteur, seule l'espèce *A. chinjiensis* demeure dans le genre *Antemus* et est considérée comme le premier représentant des Muridae tandis que les autres espèces, plus petites et plus archaïques, sont considérées comme les ancêtres probables du Dendromuridae et placées dans le genre *Potwarmus* qui renferme trois espèces : *P. primitivus* (Wessels *et al.*, 1982), *P. thailandicus* (Jaeger *et al.*, 1985) et *P. minimus* Lindsay, 1988. L'étude de cet auteur montre que *P. thailandicus* et *P. primitivus* sont des formes très voisines (sous-espèces géographiques ?), tandis que *P. minimus* serait une forme plus archaïque d'après sa taille plus petite et la conservation, sur les deux premières molaires, d'une crête longitudinale qui disparaît ultérieurement.

Le genre *Potwarmus* existe également au Djebel Zelten et nous avons pu en examiner des moulages grâce à la courtoisie du Prof. O. Fejfar. Les m1 n'ont aucun vestige de connexion longitudinale, l'antérolophe lingual y est plus réduit et le t4 plus fort. La forme du Djebel Zelten (MN5) paraît plus évoluée que la forme de Li.

Famille PLATACANTHOMYIDAE Alston, 1876
Genre *Neocometes* Schaub *et* Zapfe, 1953

ESPÈCE-TYPE. — *Neocometes brunonis* Schaub *et* Zapfe, 1953.

Neocometes orientalis
Mein, Ginsburg *et* Ratanasthien, 1990

Neocometes orientalis n.sp. Mein *et al.*, 1990, figs 1-4.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M1 d (T Li 214) = 1,53 × 1,09 (Mein, Ginsburg & Ratanasthien 1990, fig. 1).
M2 g (T Li 215) = 1,42 × 1,15 (*ibid.*, fig. 2).
m1 d (T Li 216, holotype) = 1,65 × 1,14 (*ibid.*, fig. 3).
m2 g (T Li 217) = 1,40 × 1,11 (*ibid.*, fig. 4).

DESCRIPTION

Toutes les dents sont de petite taille, à surface occlusale faiblement concave, à couronnes basses, présentant six crêtes fines, peu obliques et séparées par des vallées larges, bien développées.

M1 est une dent étroite avec un maximum de largeur dans la partie postérieure. Elle présente six crêtes transversales très peu obliques. Le bord intérieur de la dent montre une tendance à la formation d'un endolophe dont la partie antérieure va de l'antérolophe au protolophe et la partie postérieure du mésolophe au postérolophe. La partie postérieure de la dent n'est pas exactement dans le prolongement de la partie antérieure mais la chevauche légèrement. La vallée principale de la dent, qui la partage complètement transversalement, passe entre ces deux portions de l'endolophe.

La portion antérieure de la dent montre une crête accessoire à mi-distance entre l'antérolophe et le protolophe. Ces crêtes transversales ne sont pas reliées du côté labial si bien qu'elles délimitent des flexus et non des fossettes (ces vallées sont ouvertes du côté labial). Il y a un antéroflexus et un paraflexus.

La partie postérieure de la dent est formée de trois crêtes : un mésolophe, un métalophe et un postérolophe. Le mésolophe dépasse à peine la moitié de la dent, se recourbe vers l'arrière pour rejoindre le métalophe. La vallée comprise entre le mésolophe et le métalophe est ouverte médialement (métaflexus). Par contre, la vallée qui existe entre le métalophe et le postérolophe est fermée labialement ; il s'agit d'une postérofossette.

L'ensemble des vallées occupe une superficie comparable à celle occupée par l'ensemble des crêtes.

La dent possède trois racines : une antérieure, une postéro-labiale et une postéro-linguale. La position de la racine postéro-linguale semble déjà très reculée par rapport à la majorité des muroïdes. La racine postéro-labiale et la racine postéro-linguale sont au même niveau.

Cette molaire appartient au genre *Neocometes* qui est le seul genre de Platacanthomyidae à avoir des crêtes transversales peu obliques, des endolophes non continus, montrant en plus des vallées larges et ouvertes labialement.

Les dimensions de cette dent correspondent aux spécimens de petite taille de *Neocometes similis* d'Erkertshofen. La racine linguale est plus déve-

loppée sur *Neocometes similis* que sur l'espèce de Li. Le métalophe se termine lingualement en avant de l'hypocône, ce qui est également la disposition la plus fréquente chez les *Neocometes* (*cf.* les variations morphologiques étudiées par Fejfar 1974). La M1 de Li est de dimensions très inférieures à celles de *Neocometes brunonis* et la crête accessoire antérieure, bien développée à Li, fait fréquemment défaut chez *Neocometes brunonis*.

Le genre *Typhlomys*, dont les molaires sont plus concaves, plus étroites, avec des vallées très resserrées et fréquemment fermées du côté labial, a longtemps été connu par la seule forme actuelle sud-asiatique *Typhlomys cinereus* Milne Edwards, dont les dents ont été correctement figurées par Fejfar (*op. cit.*). Récemment, plusieurs espèces fossiles chinoises ont été attribuées à ce genre :

– *Typhlomys primitivus* Qiu Zhuding, 1989, du gisement miocène supérieur de Lufeng, dont les dents sont sensiblement plus petites et plus étroites qu'à Li. De *Typhlomys primitivus*, Qiu a étudié la variation morphologique des crêtes antérieures. La crête accessoire est normalement développée, ou réduite, voire absente ; quand elle existe, la vallée antérieure est toujours très fermée, contrairement à notre spécimen de Li où elle est absente ;

– *Typhlomys hipparionum* Qiu Zhuding, 1989, du même gisement de Lufeng, est une forme très nettement plus grande ;

– deux formes quaternaires de Chine : *Typhlomys intermedius* Zheng Shaohua, 1993 qui semble être un jalon de l'espèce *T. primitivus*, et *Typhlomys macrurus* Zheng Shaohua, 1993 qui semble appartenir à la lignée de l'espèce *T. hipparionum*. La radiculation de la M1 des deux formes quaternaires a été étudiée par Zheng Shaohua (1993). Il y a une racine antérieure et deux racines très postérieures, mais celles-ci ne sont pas également développées (la postéro-labiale est très faible).

Platacanthomys est un genre de plus grande taille connu par une seule espèce actuelle, *Platacanthomys lasiurus*, qui vit dans le sud de l'Inde. Cette forme montre des crêtes transversales peu obliques, la couronne est plate, les vallées étroites et la crête accessoire antérieure a totalement disparu. Une espèce fossile a été décrite dans le Miocène supérieur de Lufeng : *Platacanthomys dianensis* Qiu Zhuding, 1989. Cette forme pourrait très bien être considérée comme la descendante du *Neocometes brunonis* du Miocène moyen d'Europe ou d'une forme voisine.

M2 a un contour subrectangulaire légèrement rétréci à l'arrière. Elle montre, comme la dent précédente, six crêtes et une portion antérieure d'endolophe, lequel se poursuit un peu plus en arrière que sur M1. Ces crêtes sont également subtransversales. Les deux premières crêtes sont réunies labialement, isolant une antérofossette. Le protolophe, interrompu lingualement, ne rejoint pas le protocône, de sorte que les deuxième et troisième vallées sont ouvertes labialement. Comme sur M1, le mésolophe se coude vers l'arrière pour rejoindre le métalophe. Ce métalophe subit un important rétrécissement jusqu'à être presque interrompu dans la partie médiane de la dent. Comme sur M1, la vallée postérieure est fermée labialement, déterminant une postérofossette. Aucune racine n'a pu être observée, la dent étant un germe dentaire dépourvu de racines.

Les dimensions de cette dent correspondent à celles des sujets de *Neocometes similis* d'Europe. Par contre, la crête accessoire antérieure y est beaucoup plus développée puisqu'elle rejoint l'antérolophe sur le bord labial. L'antérofossette est donc longue chez *Neocometes similis*. La crête antérieure accessoire étant plus courte, l'antérofossette est réduite à Li, tandis que chez *Neocometes brunonis* l'antérofossette est ou vestigiale ou inexistante par absence totale de la crête accessoire.

Chez les espèces de *Typhlomys* on retrouve les mêmes différences que sur M1 : concavité de la couronne, obliquité des crêtes et étroitesse des fossettes, si bien que la M2 développe fréquemment un ectolophe.

La M2 de *Platacanthomys* est de bien plus grande taille et est totalement dépourvue de crête accessoire antérieure.

m1 est une dent à peine concave, allongée et dont le maximum de largeur se trouve à l'arrière. Il y a six crêtes transversales et une vallée principale en arrière de la quatrième crête (hypoflexide) qui traverse la dent de part en part. Il n'y a donc pas d'antérolophide continu. Les crêtes

n'ont pas toutes la même inclinaison. Si les crêtes postérieures sont presque transversales, les crêtes 2 et 3 sont relativement obliques. La crête accessoire antérieure, très développée, rejoint l'antéroconide sur le bord labial et la portion antérieure de l'antérolophide sur le bord lingual de la dent. Entre l'antérolophide et le lophide accessoire antérieur, il existe une antérofossette de grandes dimensions. L'hypolophide rejoint à peine le postérolophide sur le bord lingual de la dent, déterminant une postérofossette bien transversale. La dent possède deux racines, relativement grêles et à section elliptique. La racine antérieure est plus développée longitudinalement, la racine postérieure plus développée dans le sens transversal. Notre dent a une longueur plus petite que toutes les M1 de *Neocometes similis*, mais sa largeur correspond à la moyenne de la population de *Neocometes similis* ; elle est donc plus trapue. La crête accessoire antérieure est plus longue, ansi que l'antérofossettide et d'une façon générale les vallées sont plus larges chez *N. orientalis* que chez *N. brunonis*.
La m1 de *N. brunonis* est beaucoup plus grande et a des couronnes plus concaves.
Les m1 de *Typhlomys* ont des couronnes très concaves, des crêtes très obliques, des vallées très étroites dont certaines sont fermées des deux côtés, donc transformées en fossettides (antérofossettide, postérofossettide et parfois mésofossettide) et l'endolophide est continu.
Platacanthomys montre, outre une taille bien supérieure, un lophide accessoire antérieur plus court (déterminant donc une antérofossettide plus courte aussi) et des vallées plus étroites.
m2 montre un contour subrectangulaire légèrement rétréci à l'arrière. L'antérolophide est transversal et suit le bord antérieur de la dent. La crête accessoire antérieure est réduite et rejoint l'antérolophide dans la portion médiane de la dent, mais se termine librement du côté lingual. Le protolophe se referme lingualement et labialement sur l'antérolophide, isolant une fossettide complexe correspondant à la coalescence de l'antérofossettide et de la mésofossettide.
La couronne, relativement plane, se redresse sur le bord lingual, montrant une concavité visiblement plus nette que sur m1. À l'arrière de la dent, le postérolophide a tendance à se refermer lingualement sur l'hypolophulide, délimitant une postérofossettide.
Notre dent est légèrement plus petite et plus trapue que chez *Neocometes similis* et la concavité est la même. Elle en diffère par la fermeture linguale de l'hypoflexide.
Neocometes brunonis possède également un mésolophide libre, aussi bien labialement que lingualement, mais est beaucoup plus grand que *N. orientalis* et les vallées y sont plus étroites par rapport aux crêtes.
Chez *Typhlomys*, entolophide et vallées sont étroits, et les crêtes obliques. Chez *Platacanthomys*, la taille est considérablement plus grande et il y a un entolophide.

Discussion

Il apparaît nettement que notre animal de Li appartient au genre *Neocometes*. Ce genre n'est plus connu après le sommet du Miocène moyen (La Grive, Anwill). La découverte récente d'un Platacanthomyidae dans le Miocène supérieur de Chine rend vraisemblable une filiation entre *Neocometes* et *Platacanthomys* tandis que les représentants du genre *Typhlomys* ont une morphologie plus éloignée (par la concavité de la couronne, l'obliquité des crêtes, ainsi que par la largeur anormalement faible par rapport à la longueur). La séparation de *Typhlomys* par rapport à *Neocometes* devrait donc être plus ancienne que les dépôts de Li.
La répartition biochronologique des *Neocometes* européens est la suivante :
MN6-8 : *Neocometes brunonis* (Anwill, La Grive M, Neudorf-Spalte).
MN5 : *Neocometes* aff. *similis* (Serido, Schönenberg, Franzenbad).
MN4 : *Neocometes similis* (Erkertshofen, Echzell, Dolnice, Vieux-Collonges, Oyonnax, Bézian, Rubielos de Mora).

Le genre *Neocometes* semble apparaître simultanément dans toute l'Europe au début de la MN4 (Fahlbush 1966) avec l'espèce *N. similis*, on ne peut le rattacher à aucune forme européenne plus ancienne. C'est donc un immigrant.

Par ailleurs, le *Neocometes* de Li montre par rapport à *N. similis* et à *N. brunonis* les différences suivantes :

1. La proporrion des dents évolue. Pris sur m1, le rapport largeur sur longueur (multiplié par 100) est de 69 à Li, 59 à Erkertshofen er 56 à Neudorf-Spalte.
2. La concavité de la surface occlusale des molaires esr très faible à Li, un peu plus forte à Erkertshofen, encore un peu plus forte à Neudorf.
3. Pour la taille, *N. similis* est plus grand que *N. orientalis* et plus petit que *N. brunonis*.
4. La morphologie de la crête accessoire antérieure et ses rapporrs avec l'antérolophide sont de type plus primitif à Li que chez *N. similis* et *N. brunonis*.
Le *Neocometes* de Li apparaît donc légèrement, mais nettement, plus archaïque que *N. similis*, et encore plus que *N. brunonis*. On doit donc admettre qu'il est d'un âge un peu anrérieur à celui des plus anciens gisements à *N. similis* d'Europe, c'est-à-dire de la base de la MN4, sinon un peu plus ancien.

Ordre CARNIVORA Bodwich, 1821
Famille MUSTELIDAE Swainson, 1835
Sous-famille MUSTELINAE Gill, 1872
Genre *Martes* Frisch, 1775

ESPÈCE-TYPE. — *Mustela martes* Linné, 1758.

? ***Martes*** sp.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
Scapholunaire d (T Li 48) privée de son apophyse postéro-interne = 4,9 × 7,6.
McIV d (T Li 49) proximal = 5,1 × 3,8.
McV d (T Li 50) proximal = 4,8 × 4,6, D diaphyse = 2,5 × 3,1.

DESCRIPTION
Le corps du scapholunaire est de profil proximal et distal rectangulaire. La surface arriculaire proximale est régulièrement bombée. L'os est plus mince médialement que latéralement. La surface articulaire distale est composée de trois surfaces distinctes, séparées par des crêtes et servanr d'articulation avec le trapèze, le trapézoïde, le magnum et l'unciforme. L'articulation avec ce dernier os est creuse et orientée axialement. Elle est séparée de la suivante par une crête aiguë. Cette deuxième surface, pour le magnum, est profonde, un peu plus large et orientée plus obliquement. Elle esr séparée de la surface pour le trapèze et le trapézoïde par un ensellement oblique, se terminant à l'avant par une crêre aiguë. La dernière surface est assez courte transversalement, indiquant un resserrement des deux premiers métacarpiens.
Le McIV et le McV montrent des surfaces articulaires identiques à celles de *Martes*. En particulier la surface articulaire entre ces deux métacarpiens est simple, large et relativement étendue dans le sens longitudinal. Sur le McV, elle ne forme pas de bec relevé médialement. Le McV, quoique incomplet, montre le début de la diaphyse, qui est allongée et de diamètres faibles, indiquant un doigt allongé comme chez les Mustelidae.

DISCUSSION
Ces os forment un rout homogène. D'après l'érat de conservation, le scapholunaire et les deux métacarpiens pourraient avoir appartenu à un même sujet. De ces rrois os, le plus caractéristique est le scapholunaire, dont le dessin complexe de la surface articulaire distale se retrouve identique chez les Mustelinae eurasiatiques et esr bien différent à la fois du groupe des Mustelinae africains (*Galera*, *Grison*, *Lyncodon*) et de celui des Mustelinae sud-américains (*Zorilla*, *Poecilogale*, *Poecilictis*). Des formes eurasiatiques, nous avons écarté *Mustela* pour la toujours petite taille de ses représentants, er la *Vormela* trop rare. L'ensemble de notre matériel correspond à un animal une fois et demie plus grand que *Martes foina*, la fouine d'Europe.

Famille VIVERRIDAE Gray, 1821
Sous-famille VIVERRINAE Gill, 1872
Genre *Semigenetta* Helbing, 1928

ESPÈCE-TYPE. — *Semigenetta repelini* Helbing, 1928.

? ***Semigenetta*** indet.
(Fig. 26)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
p3 d (T Li 51) partie distale = ? × 2,33 (Fig. 26A, B).
DP4 d (T Li 52) = 4,2 × 5,0 (Fig. 26C, D).
dp3 d (T Li 53) = 6,05 × 2,1 (Fig. 26E, F).

DESCRIPTION
La demi-p3 montre la pente distale de la pointe principale, la pointe accessoire et le cingulum distal. La pointe principale est relativement peu pentue à l'arrière, la pointe accessoire est petite, bien détachée de la pointe principale et légèrement déportée du côté latéral. Le cingulum postérieur est bien rond en vue occlusale. Ce sont les caractères des Feloidea. La finesse de la pointe accessoire semble devoir éliminer les Felidae. Cette dent s'accorde bien avec les Viverridae.
La DP4 est une très belle dent triangulaire et légèrement dissymétrique. Son architecture est primitive : elle est composée de trois pointes, d'une fosse centrale et d'un plateau labial. Les trois pointes sont pointues, mais peu hautes. La fosse centrale est profonde. Le plateau labial, qui se termine par un cingulum, est important et plus développé à l'avant qu'à l'arrière. Le paracône est plus haut que le métacône. En arrière de la pointe du protocône descend, d'une part, la postprotocrista, d'autre part une petite crête très courte et plus médiale. Enfin un petit pointement (métaconule ?) se dessine sur la postprotocrista. Il n'y a ni cingulum lingual ni hypocône. Cette dent ressemble par ses proportions et sa morphologie à la PD4 de *Viverra*. Elle s'en distingue cependant par la position plus distale du protocône, donnant à la dent un profil occlusal un peu plus dissymétrique. Le cingulum antérolabial est aussi moins développé vers l'extérieur.
La dp3 est une dent gracile, étroite, allongée, formée de trois pointes alignées axialement et d'un petit talonide. La pointe principale (protoconide) est haute et aiguë. Le paraconide est bas, le métaconide est plus bas que le protoconide mais plus haut et plus important que le paraconide. Le talonide est bien différencié, avec un hypoconide rond, en position assez externe, une crête à l'angle postéro-interne et, entre eux, un creux talonidien bien formé et allongé transversalement. L'étroitesse, l'allongement de cette dp3, l'alignement axial des trois pointes principales, la forme et la position excentrée de l'hypoconide rappellent très fortement les *Viverra*. Elle s'en distingue cependant nettement par la position de cet hypoconide, beaucoup moins détaché du corps de la dent, et la formation plus nette du talonide, avec une crête postérolinguale et un creux talonidien.

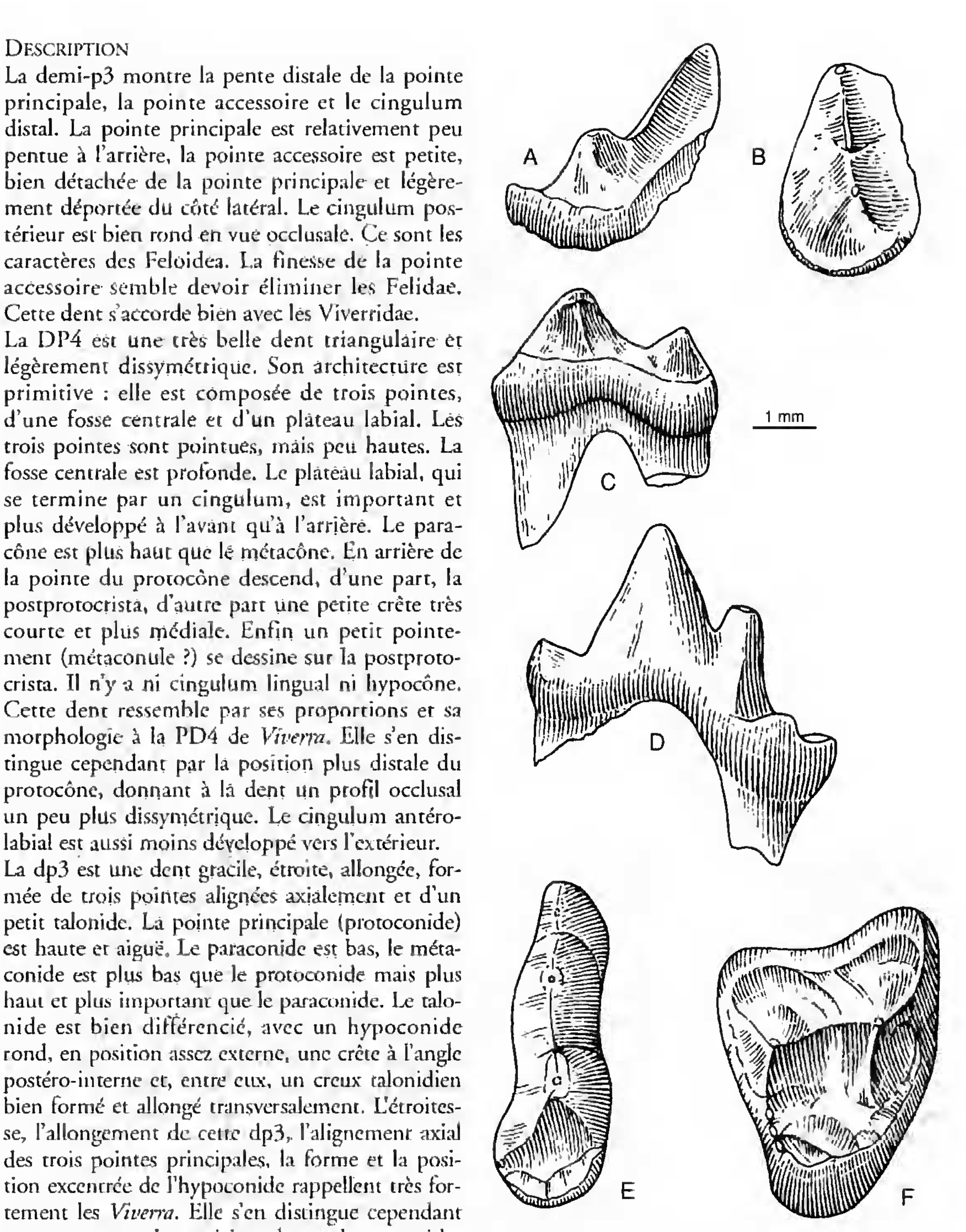


FIG. 26. — ? *Semigenetta* sp. : **A**, **B**, p3 droite (T Li 51), faces labiale et occlusale, respectivement ; **C**, **D**, DP4 droite (T Li 52), faces labiale et occlusale ; **E**, **F**, dp3 droite (T Li 53), faces linguale et occlusale.

DISCUSSION

De tous les Viverridae, c'est avec les Viverrinae, et tout particulièrement avec le genre *Viverra*, que nos deux dents lactéales de Li Mae Long ont le plus de ressemblances. Elles s'en distinguent cependant par quelques détails importants. Il doit donc s'agir très vraisemblablement d'un genre très voisin. Par leur taille, les deux dents lactéales et la dent définitive pourraient avoir appartenu à la même espèce, sensiblement de la taille de la genette européenne, *Genetta genetta*, ainsi que de *Semigenetta elegans* de Wintershof-West (Dehm 1950b) et de *Semigenetta huaiheensis* du Miocène inférieur de Sihong dans la formation de Xiacaowan en Chine (Qiu Zhanxiang & Gu Yumin 1986). Aussi rapprocherons-nous de *Semigenetta* notre petit Viverridae de Li. Le nombre de formes actuelles – et fossiles – de Viverridae en Asie du Sud-Est interdit, sur des restes si faibles, un diagnostic plus précis.

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811
? Famille STEGODONTIDAE Hopwood, 1935
Genre *Stegolophodon* Schlesinger, 1917

ESPÈCE-TYPE. — *Mastodon latidens* Clift, 1828.

? ***Stegolophodon*** sp.

Mastodontidae indet. – Ginsburg & Ukkakimapan 1983.

MATÉRIEL. — 1 fragment dentaire (T Li 54).

DESCRIPTION ET DISCUSSION

Ce fragment fait partie de la première récolte d'Ukkakimapan, en 1982. C'est un bien pauvre fragment, mais l'épaisseur de l'émail est telle qu'il ne peut s'agir que d'un proboscidien. Or, en Thaïlande, dans les niveaux de l'âge de Li Mae Long, seul le genre *Stegolophodon* a été signalé. Dans le bassin de Li, le sous-bassin de Ban Na Sai a livré des restes attribués par Tassy *et al.* (1992) à une nouvelle espèce, *Stegolophodon nassaiensis*. Stratigraphiquement, le gisement de Ban Na Sai est immédiatement sous les dépôts de Li Mae Long. Il est donc plausible et même très probable que tous les restes de proboscidiens du bassin de Li appartiennent à la même forme fossile.

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
Famille RHINOCEROTIDAE Gill, 1872
RHINOCEROTIDAE indet.

MATÉRIEL. — Deux fragments dentaires (T Li 55 et 56). Deuxième phalange (T Li 57) incomplète d'un doigt latéral, L du bord contigu au doigt central = 22,0 mm, l de la surface articulaire distale = 26,0 mm.

Les deux fragments de dents indiquent seulement la présence d'un Rhinocerotidae à Li. La phalange, dont il ne reste que la moitié, est à peine plus parlante. Sa face articulaire distale est relativement complète et indique, par sa dissymétrie, qu'elle appartient à un doigt latéral. La face jouxtant la deuxième phalange du doigt central est en partie conservée, ainsi qu'un petit reste de la surface articulaire proximale. La longueur de la face latérale (ou médiale) de la phalange a ainsi pu être mesurée. Par comparaison avec du matériel de Sansan et de Baigneaux-en-Beauce, il apparaît qu'il pourrait s'agir d'une deuxième phalange du membre postérieur, correspondant au doigt II ou au doigt IV. À Baigneaux-en-Beauce, il y a trois Rhinocerotidae : un de grande taille, *Brachypotherium brachypus*, un de moyenne taille, *Plesiaceratherium lumiarense* et un de petite taille, *Prosantorhinus douvillei*. C'est avec la forme de moyenne taille que notre phalange s'accorde le mieux.

Mais la comparaison avec le rhinocéros actuel de l'Inde, *Rhinoceros indicus*, montre que notre phalange pourrait aussi avoir appartenu à la main ou au pied d'un représentant de petite taille des Rhinocerotini, Ginsburg & Tassy (1985) à Mae Moh (Thaïlande) et Ginsburg & Thomas (1987) à Pong (Thaïlande) ont signalé des restes osseux d'un Rhinocerotini proche ou identique à *Gaindatherium*. Depuis, un crâne complet de *Gaindatherium* cf. *browni* a été découvert à Pong, confirmant les déterminations des précédents auteurs. Or, *Gaindatherium browni* a sensiblement la taille de *Plesiaceratherium lumiarense*. Notre plalange de Li Mae Long se rapporte donc à un Rhinocerotidae (*Gaindatheriu* ?) de la taille de *Gaindatherium browni*.

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1848
Sous-ordre SUIFORMES Jaeckel, 1911
Famille SUIDAE Gray, 1821
Sous-famille TETRACONODONTINAE
Lydekker, 1876
Genre *Conohyus* Pilgrim, 1926

ESPÈCE-TYPE. — *Sus simorrensis* Lartet, 1851.

Conohyus sindiensis (Lydekker, 1884)
(Fig. 27)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
Astragale g (T Li 58) = 32,0 × 16,3 (Fig. 27).

Cet os est principalement caractérisé par sa hauteur et sa minceur. Par ses proportions, il ne peut appartenir ni à un Suinae, ni à un Hyotheriinae, ni à un Listriodontinae, ni à un Tayassuidae. Il a par contre les mêmes proportions que les astragales de *Conohyus sindiensis* de Chinji étudiés par Pickford (1988). Des six astragales mesurés par Pickford, les plus grands mesurent 41,1 × 20 et 39,9 × 20,5, tandis que le plus petit mesure 34 × 16,7 mm. Notre astragale de Li est légèrement plus petit. Cette moindre taille s'explique aisément par son âge un peu plus ancien.

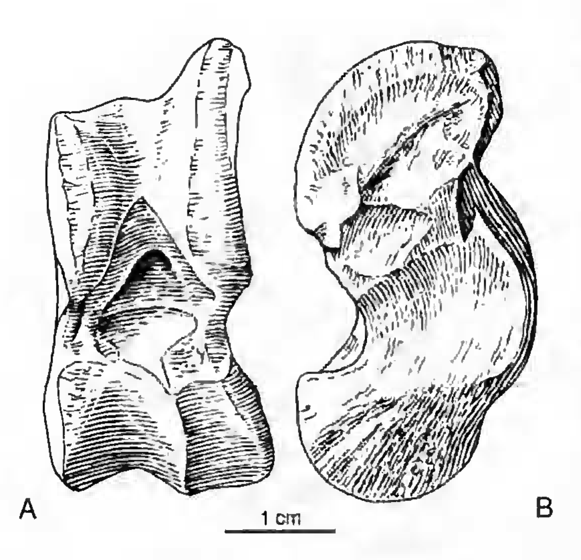


FIG. 27. — *Conohyus sindiensis* : astragale gauche (T Li 58), **A**, face antérieure ; **B**, face latérale.

Sous-ordre RUMINANTIA Scopoli, 1777
Infra-ordre TRAGULINA Flower, 1883
Famille TRAGULIDAE Milne-Edwards, 1864
Genre *Siamotragulus*
Thomas, Ginsburg, Hintong *et* Sutteethorn, 1990

ESPÈCE-TYPE. — *Siamogale sanyathanai* Thomas, Ginsburg, Hinrong *et* Sutteerhorn, 1990.

Siamotragulus haripounchai n.sp.
(Fig. 28)

TYPE. — m3 d (T Li 65) privée du lobe antérieur.

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — De Hariphunchai, nom ancien de la cité de Lamphun, capitale de la province où se trouve le gisement de Li.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
P2 g (T Li 59) = 6,8 × 2,99 (Fig. 28A, B).
p4 d (T Li 60) = ? × 2,9.
m1 d (T Li 61), fragment mésial, l = 3,5.
m2 g (T Li 62), moitié distale, l = 4,8.
m2-3 d (T Li 63), fragment.
2 fragments de molaires inférieures (T Li 64).
m3 g (T Li 65, holotype), sans le lobe antérieur, l = 3,5 (Fig. 28C, D).
Calcanéum d (T Li 66) incomplet, l au niveau du *sustentaculum tali* = 7,7.

DIAGNOSE. — *Siamotragulus* plus petit que l'espèce-type.

DESCRIPTION

La P2 est une belle dent très peu usée. Elle est étroite et allongée. Sa pointe principale (paracône) est haute et pointue. La face labiale du paracône est bien arrondie. Sa face linguale compte une partie mésiale bien arrondie et une partie distale plane ; un sillon sépare ces deux aires. En arrière, le style postérieur (métacône) est plus bas, effilé et allongé ; sa face labiale est ondulée, sa face linguale est plane comme chez les carnassières supérieures des carnivores ; en avant s'en détache cependant un pilier dont la base, arrondie, fait saillie sur le bord lingual et fait office de protocône. À l'avant de la dent, le

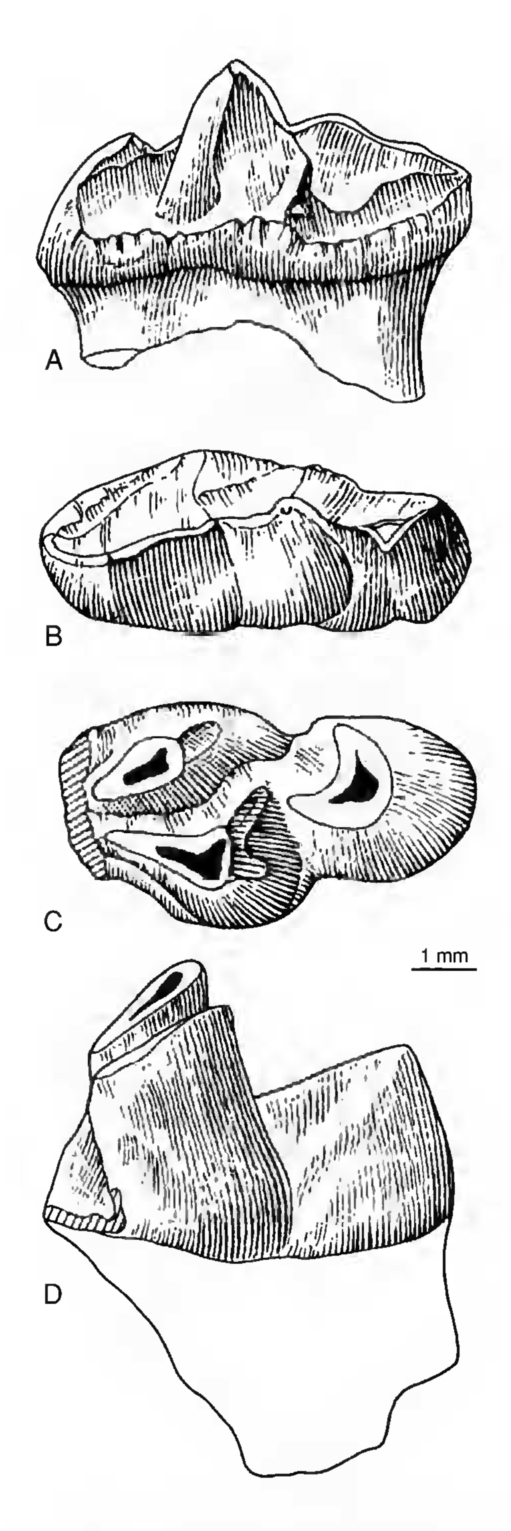


FIG. 28. — *Siamotragulus haripounchai* : **A**, **B**, P2 droite (T Li 59), faces linguale et occlusale, respectivement ; **C**, **D**, m3 gauche (T Li 65, holotype), faces occlusale et labiale, respectivement.

parastyle est bien détaché du paracône et plus bas que lui ; il est arrondi labialement et mésialement.

Cette dent ressemble fort à ses homologues de *Siamotragulus sanyathanai* de Pong, mais s'en distingue par sa taille plus réduite et par son parastyle qui est plus haut, moins détaché du paracône. Le protocône pose un autre problème. Sur l'holotype de *Siamotragulus sanyathanai*, un palais avec la série complète des dents jugales P2-M3 des deux côtés, la P2 est brisée au niveau de l'arrière du parastyle tant sur la P2 gauche que sur la P2 droite, et les deux spécimens montrent un très fort protocône, bien visible sur la figure donnée par Thomas *et al.* (1990, fig. 1A). Mais un fragment de maxillaire du même gisement, trouvé au même point de la carrière et faisant manifestement partie du même ensemble, porte une P3 complète, avec un parastyle complet et surtout une absence totale de protocône, comme chez les chevrotains actuels et chez *Dorcatherium*, tant chez *Dorcatherium naui* (Kaup 1839, pl. XXIII), que *Dorcatherium crassum* (Filhol 1890, pl. XXII, fig. 10 ; Hofmann 1893, pl. XV, fig. 2), *Dorcatherium rogeri* (Hofmann 1909, pl. XL, fig. 4) et *Dorcatherium chappuisi* (Whitworth 1958, fig. 3g). La dent sans protocône de Pong est donc bien une P2 et le protocône important du type de *Siamogale sanyathanai* est à mettre au compte de variations interspécifiques.

La p4 de Li est brisée transversalement au niveau du protoconide. On distingue bien le métaconide, fin et allongé, l'arête distale du protoconide, elle-même fine, allongée et reliée à un hypoconide assez court et à position très labiale. Un sillon léger marque, sur la face labiale, la séparation entre ces deux cuspides. Du côté lingual, une petite arête (le stylide postérieur) descend transversalement de la pointe distale de l'hypoconide. Cette dent se distingue de celle de *Siamotragulus sanyathanai* par un métaconide un peu plus long et un stylide postérieur plus important, donnant à la dent un profil occlusal postérieur plus carré.

La m3 est typique des Tragulidae. L'entoconide est mince, haut, allongé, effilé en avant ; sa pointe est en position postérieure et sa face distale est arrondie, verticale et ne se relie à aucun élément plus en arrière. Un sillon étroit et profond,

ouvert à l'arrière, sépare ce métaconide du protoconide. Ce tubercule est plus épais, effilé en avant, arrondi labio-distalement. Sa crête distale est dirigée obliquement vers le troisième lobe. Un sillon net sépare cette crête de la face labiodistale arrondie du protoconide. Le troisième lobe est arrondi à l'arrière et forme un V très resserré et ouvert linguo-distalement. La seule différence morphologique avec la m3 de *Siamotragulus sanyathanai* est la moindre complication de l'extrémité distale de la postprotocristide et la moindre grande longueur de l'aile linguale du troisième lobe.

DISCUSSION

Notre matériel de Li partage avec le *Siamotragulus sanyathanai* de Pong les caractères suivants :

– p4 très étroite, courte à l'arrière, pente distale du protoconide très abrupte, hypoconide bas et bien détaché de la postprotocristide, métaconide assez court.

– m3 très étroite, avec hypoconide très mince, à paroi labiale à peine bombée et face postérieure sans sillon.

Tous ces caractères séparent le genre *Siamotragulus* du genre *Dorcatherium*. Notre Tragulidae de Li est donc bien un *Siamotragulus*. Il se distingue de l'espèce-type de Pong par sa taille plus modeste, la pente postérieure du protoconide de p4 plus abrupte, le plus grand développement du stylide postérieur de p4 et, sur m3, la moindre complication de la postproto-cristide.

Famille LAGOMERYCIDAE Pilgrim, 1941
Genre *Stephanocemas* Colbert, 1936

ESPÈCE-TYPE. — *Stephanocemas thomsoni* Colbert, 1936.

Stephanocemas rucha
Ginsburg *et* Ukkakimapan, 1983
(Figs 29-32)

TYPE. — Bois adulte du côté droit, brisé à l'arrière, figuré Ginsburg & Ukkakimapan (1983, fig. 1a-d), Ginsburg & Tassy (1991, fig. 15a-d), Ginsburg, Mein & Tassy (1991, fig. 3).

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
Bois-type (T Li 67).
4 fragments de bois (T Li 68-71).
15 pointes d'andouillers (T Li 73-86).
2 minuscules andouillers (T Li 87).
M3 g (T Li 88) = [15,1] × 15,8 (Fig. 29).
p2 d (T Li 89), partie distale, l mesurable = 3,0.
p3 g (T Li 90), fragment antéro-lingual.
p3 g (T Li 90), moitié postérieure, l = 6,4 (Fig. 30).
p4 g (T Li 91), fragment postérieur, l = 7,5 (Fig. 31).
m2 g (T Li 92) = 14,4 × 10,3 (Fig. 32).
dp4 d (T Li 93), fragment postéro-labial.
Pyramidal g (T Li 94) = [15,5] × [8,5].
Magnum d (T Li 95) = 8,4 × 13,5.
Astragale g (T Li 96) = 28,2 × 17,4.
Poulie articulaire distale externe de Mt g (T Li 97).
DAP = [14,0], DT = 9,9.

DIAGNOSE. — *Stephanocemas* de petite taille, à andouillers externes plus rapprochés que sur l'espèce-type, et à andouiller antérieur dirigé plus vers l'intérieur et à vallée centrale plus large, surtout vers l'arrière.

DESCRIPTION

La molaire supérieure conservée est une belle dent subcomplète, très fraîche, à émail chagriné et inscrite sensiblement dans un carré. La minceur et le moindre développement du métaconule par rapport au protocône indiquent qu'il s'agit d'une M3. Les cuspides sont minces et élancées. Le paracône et le métacône sont sensiblement aussi développés, le paracône est cependant légèrement plus élevé. Sur la face labiale, le pli du paracône est bien en relief. Le protocône est simple, formé

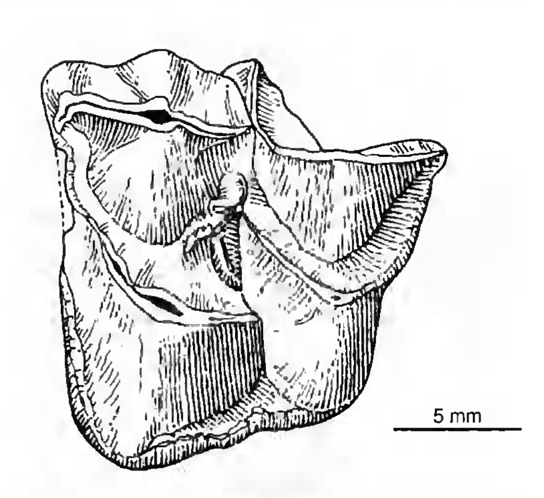


FIG. 29. — *Stephanocemas rucha* : M3 gauche (T Li 88), face occlusale.

de deux ailes ouvertes à plus de 100 degrés. Son aile postétieure ne rejoint pas l'aile antérieure du métaconule mais s'arrête avant. Le métaconule est un peu plus court et plus fermé que le protocône. Une petite crête basse se détache à l'avant de l'aile antérieure du métaconule et rejoint le bas de la face labiale du protocône. Un petit repli cingulaire est visible au pied des deux ailes du protocône, mais s'efface au coin mésio-lingual de la dent. Par sa structure générale, par sa postprotocrista qui n'atteint pas le métaconule et par la petite crête basse qui relie l'avant de la prémétaconule-crista au milieu du protocône, ainsi que par son émail chagriné, cette dent ressemble plus à celle de *Lagomeryx praestans* qu'à celles de *Dicrocerus* et de *Procervulus*.

p2 n'est représentée que par le talonide. Il correspond à une dent mince et plutôt basse. L'entoconide (= cuspide postéro-linguale) est très court. La pointe de l'hypoconide se trouve très en arrière, presque au coin disto-labial de la dent. La crête antérieure de l'hypoconide est rectiligne et orthogonale à l'entostylide (= stylide postérieur) dont l'axe esr nettement perpendiculaire à l'axe longitudinal de la dent. L'étroitesse de toute cette partie postérieure de la p2 et l'effacement de l'entoconide se retrouvent chez *Lagomeryx praestans* et non chez *Procervulus* et *Dicrocerus*.

p3 est connue par un fragment antéro-labial et une partie distale. Le premier fragment indique une dent relativement allongée et se terminant à l'avant par un repli individualisant ainsi un paraconide et un parastylide. Le fragment postérieur indique une dent étroite, avec un métaconide oblique et terminé en boule, un sillon labial bien marqué, un entoconide long, oblique, atteignant presque l'angle postéro-lingual de la dent, et un entostylide plus court. Le sillon sensiblement

A

B

2 mm

C

FIG. 30. — *Stephasnocemas rucha* : p3 gauche (T Li 90), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

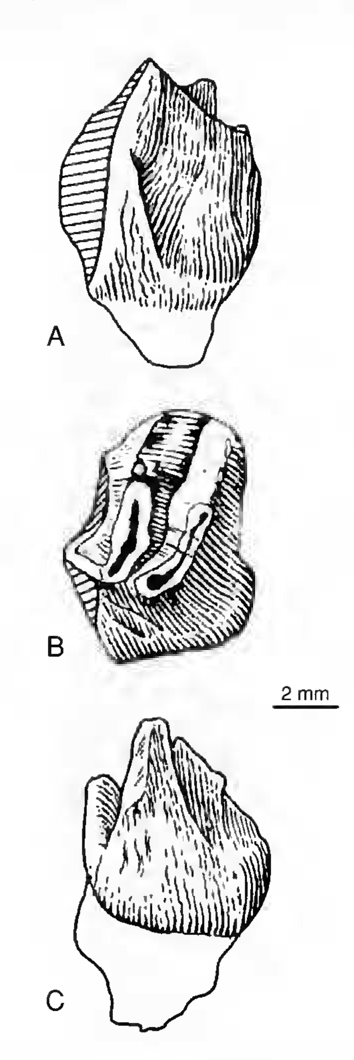


FIG. 31. — *Stephanocemas rucha* : p4 gauche (T Li 91), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

transversal, qui sépare ces deux cuspides, s'ouvre exactement à l'angle postéro-lingual de la dent.

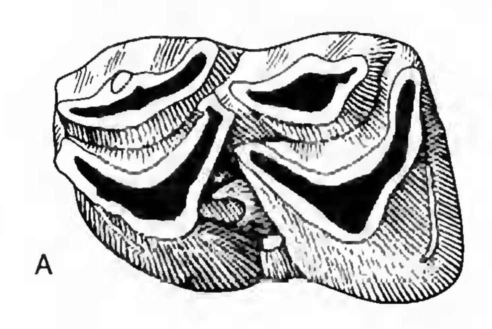
Par son sillon externe fort et son métaconide renflé distalement, cette demi-dent ressemble à une p4, mais elle est nettement plus mince, et un métaconide renflé distalement se rencontre parfois sur les p3 de *Lagomeryx praestans*.

La p4 n'est connue que par sa partie distale. Comme sur la dent précédente, l'entoconide est plus important que l'entostylide. La dent est cependant plus forte, le sillon externe plus profond, la face labiale plus bombée à la base et l'entoconide de direction nettement transversale.

m2 est une belle dent quadrangulaire. La muraille externe est moins bombée que chez *Dicrocerus* et *Procervulus* et rappelle celle de *Lagomeryx praestans*. L'aile postérieure du métaconide ne se termine pas par le renflement du métastylide comme on le voit chez *Dicrocerus* et *Procervulus*. Sur *Lagomeryx praestans*, la disposition est intermédiaire, car il y a un métastylide, mais faible. La pointe de l'entoconide est très repoussée en arrière, comme chez *Lagomeryx praestans* et la postentocristide est pratiquement inexistante. Du côté labial, le protoconide et l'hypoconide sont formés chacun de deux crêtes (ou deux ailes) largement ouvertes. La postprotocristide n'est pas reliée à la proentocristide tandis que la posthypocristide se prolonge en arrière jusqu'à l'angle disto-lingual de la dent comme chez *Lagomeryx praestans* et contrairement à *Dicrocerus*. L'entostylide est haut et mince. Le pli paleomeryx est court et épais.

L'astragale est moins haut que chez *Dicrocerus* et *Procervulus* et se rapproche plus par ses proportions des antilopes et des caprins actuels que des Cervidae.

La poulie articulaire distale de métapode a été attribuée à un métatarsien en raison du même resserrement et de la même dissymétrie de sa face postérieure. La carène-guide est plus fine et plus développée en avant que chez *Dicrocerus*, *Procervulus*, *Amphitragulus* et rappelle plus l'antilope Saïga et les caprins. Peut-être *Stephanocemas* se déplaçait-il et était plus à l'aise en milieu accidenté que les Cervidae.



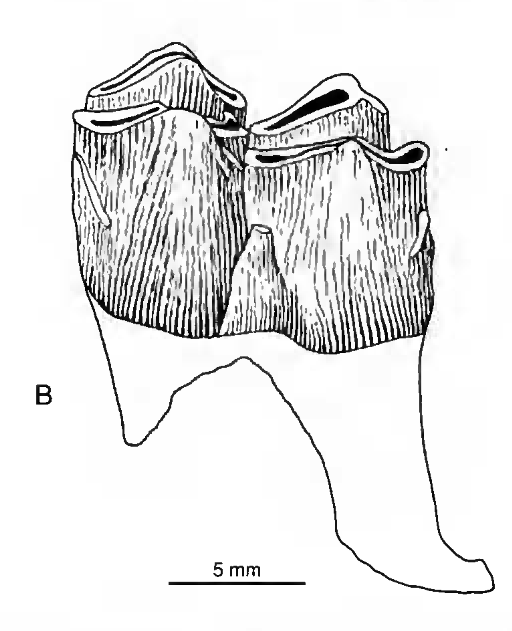


FIG. 32. — *Stephanocemas rucha* : m2 gauche (T Li 92), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale.

DISCUSSION

Par la morphologie de toutes les dents retrouvées, prémolaires inférieures, molaires supérieure et inférieure, *Stephanocemas* apparaît très nettement plus proche de *Lagomeryx praestans* que des autres artiodactyles Pecora du Miocène inférieur et moyen. Il est à rattacher sans ambiguïté aux Lagomerycidae.

Famille BOVIDAE Gray, 1821
Sous-famille BOVINAE Gill, 1872
Tribu BOSELAPHINI Simpson, 1945
Genre *Homoiodorcas* Thomas, 1981

ESPÈCE-TYPE. — *Homoiodorcas tigenium* Thomas, 1981.

? *Homoiodorcas* sp.
(Fig. 33)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M1-2 d (T Li 98), L conservée = 9,0 (Fig. 33).

DESCRIPTION
La muraille externe n'a pas été conservée. On voit cependant que les deux cuspides labiales avaient un développement identique. La préprotocrista est rectiligne et forme toute la face antérieure de la dent. La postprotocrista lui est perpendiculaire. Elle est plus courte et se recourbe à son extrémité qui devient parallèle à l'aile postérieure du métaconule qu'elle ne rejoint pas.
Le métaconule est formé de deux ailes largement ouvertes. L'aile antérieure (prémétaconulecrista) est longue, légèrement courbe et s'arrête entre les deux cuspides labiales (métacône et paracône). Une petite boursoufflure se distingue à son extrémité, du côté antérieur. L'aile postérieure (postmétaconulecrista) est plus courte et composée de deux parties plus ou moins rectilignes chacune. La partie postérieure se dilate et donne un petit repli accessoire comme chez *Eotragus* et *Muntiacus*. L'ectostyle est plaqué contre la paroi antérieure du métaconule et un petit repli cingulaire est visible sur une partie de la base de l'aile antérieure du protocône.

DISCUSSION
Cette dent, simple, allongée, aux deux cuspides linguales ne se rejoignant pas, rappelle *Micromeryx* et *Muntiacus*. La présence d'un petit dédoublement de l'extrémité de la postmétacônulecrista pourrait indiquer qu'il s'agit d'une

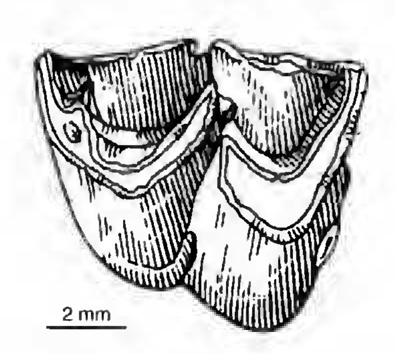


FIG. 33. — *Homoiodorcas* sp. : M1-2 droite (T Li 98), face occlusale.

M1, mais ce n'est pas absolument certain. L'absence de cingulum lingual l'écarte de *Gelocus* et *Prodremotherium*. Elle s'écarte aussi de *Dremotherium*, *Amphitragulus*, *Procervulus*, *Micromeryx*, *Andegameryx* et des petits *Lagomeryx* par son allongement et (mais ces deux caractères sont liés) par l'ouverture de son métaconule. Par contre, elle rappelle fortement, par son allongement et la simplicité de sa structure, la M1 paratype de la petite antilope *Elachistoceras khauristanensis* (Thomas 1977, pl. XV, fig. 6) du Nagri (Miocène supérieur) des Siwaliks au Pakistan. Notre dent est cependant plus primitive car l'aile postérieure du protocône ne rejoint pas l'aile antérieure du métaconule. À l'avant de ce dernier élément, la petite boursoufflure signalée est nettement visible sur la dent des Siwaliks, près du point de jonction entre la postprotocrista et la prémétaconulecrista. Le gisement de Li étant nettement plus ancien que les localités du Nagri, ces différences morphologiques ne sont pas en contradiction avec une liaison phylogénétique possible entre les deux formes. En tout cas, notre petite dent de Li semble bien représenter le plus ancien reste de Bovidae en Asie extrême-orientale. Mais il existe en Afrique et en Arabie, dans des niveaux plus proches de celui de Li, une forme qui se rapproche encore plus de notre Bovidae primitif. Thomas (1983) a en effet décrit sous le nom d'? *Homoiodorcas* n.sp. un petit Bovidae du Miocène moyen de la Formation Hofuf en Arabie Saoudite. Il n'a pas figuré de dents supérieures, mais il a eu en main un très beau maxillaire avec DP2-M3 (Ay 608) dont il nous a confié un moulage. Les molaires sont identiques à celles figurées de l'espèce-type du genre, *Homoiodorcas tigenium*, que Thomas a décrit (1981) du niveau C (fin du Vindobonien) de la Formation de Ngorora dans le bassin de Baringo au Kenya. La M2 de la Formation Hofuf montre, comme la dent de Li, un protocône ouvert et dont l'aile postérieure ne rejoint pas l'aile antérieure du métaconule mais lui est parallèle à son extrémité et s'effile de même manière. Les deux ailes du métaconule ont la même ouverture et l'aile postérieure comporte le même petit pli accessoire. Enfin, à Li comme dans la Formation Hofuf et contrairement à la dent des Siwaliks, il existe un petit pilier interlobaire lin-

gual (entostyle) net. De la même époque que Li, *Eotragus artenensis*, la plus ancienne antilope d'Europe, montre des molaires supérieures bâties sur le même type, mais en diffère assez fortement par des vallées beaucoup moins profondes et moins encaissées.

PALEOENVIRONNEMENT

Sur un prélèvement de plus de quinze tonnes de sédiment, nous avons finalement trouvé, au point de vue quantitatif :

Cl. MAMMALIA	Nbre spécimens
O. Marsupialia	
Siamoperadectes minutus	2
O. Insectivora	
Thaiagymnura equilateralis	6
Hylomys engesseri	50
Neotetractus butleri	4
cf. *Mioechinus*	3
Scapanulus lampounensis	4
O. Chiroptera	
? *Taphozous* sp.	1
Megaderma sp.	1
Rhinolophus yongyuthi	11
Hipposideros khengkao	26
Hipposideros felix	2
Rhinolophoidea indet.	2
Ia lanna	4
Rhizomops mengraii	10
Vespertilionoidea indet.	2
Vespertilionoidea indet.	2
O. Scandentia	
Tupaia miocenica	1
O. Primate	
? *Nycticebus linglom*	1
Tarsius thailandica	6
O. Rodentia	
Ratufa maelongensis	1
? *Atlantoxerus* sp.	1
Diatomys liensis	> 500
Democricetodon kaunou	1
Spanocricetodon janvieri	7
Prokanisamys benjavuni	48
Potwarmus thailandicus	> 1100
Neocometes orientalis	4
O. Carnivora	
Mustela sp.	3
? *Semigenetta* sp.	3
O. Proboscidea	
débris	1
O. Perissodactyla	
débris	3
O. Artiodactyla	
Conohyus sindiensis	1
Siamotragulus haripounchai	8
Stephanocemas rucha	31
? *Homoiodorcas*	1
Cl. AVES	
O. Pelicaniformes	
Anhinga cf. *Pannonica*	5
O. Ciconiiformes	
Proardea walkeri	1
O. Phoenicopteriformes	
Phoeniconaias siamensis	24
O. Anateriformes	
Anatidae indet.	2
O. Galliformes	
Phasianidae indet.	1
O. Gruiformes	
cf. *Paraortygometra porzanoides*	4
Rallidae indet. I	1
Rallidae indet. II	2
O. Strigiformes	
Strigidae indet.	2

L'analyse de l'avifaune a déjà été abordée par Cheneval *et al.* (1984, 1991). Sur sept familles d'oiseaux représentées, trois sont des familles

d'oiseaux typiquement aquatiques : Anhingidae (qui sont des pélicaniformes), Ardeidae (hérons) et Phoenicopteridae (flamants). Deux ont un caractère ubiquiste avec des mœurs aquatiques ou semi-aquatiques : Anatidae (canards) et Rallidae (râles et poules d'eau). Les chiffres montrent une très forte dominante pour les Phoenicopteridae, devant les Rallidae puis les pélicaniformes Anhingidae. Les flamants, représentés ici par le genre de petite taille *Phoeniconaias*, sont inféodés aux lagunes, lacs et marais très peu profonds. Ils vivent le plus souvent par immenses colonies de plusieurs milliers d'individus. Une importante étendue d'eau très peu profonde était donc présente à Li. Cette présence est confirmée par la découverte de poissons (siluriformes et perciformes) et de deux groupes de tortues fréquentant principalement les eaux douces (Emyidae et Trionychidae).

Parmi la grande faune, la prépondérance des Lagomerycidae (*Stephanocemas*) et des Tragulidae (*Siamotragulus*) sur les antilopes (? *Homoiodorcas*) indique un couvert forestier, confirmé par la présence d'un Phasianidae et d'un Strigidae chez les oiseaux, de nombreux chiroptères, de primates arboricoles (*Nycticebus* et *Tarsius*), ainsi que d'un *Ratufa* et peut-être d'un autre rongeur arboricole si l'on compte *Neocometes*.

Au point de vue du climat, les chiroptères et les primates sont représentés par des genres qui vivent aujourd'hui dans les forêts de Thaïlande ou d'Indonésie. Il en est de même de *Ratufa*, le seul genre de rongeur de Li qui ait encore des représentants dans la nature actuelle.

On peut donc reconstituer l'environnement de notre faune de Li Mae Long comme une forêt tropicale (? humide) au bord d'une grande étendue d'eau peu profonde. Soulignons qu'un tel environnement, très boisé et fermé, ne peut convenir à un Pedetidae. Il confirme que *Diatomys*, très abondant dans le gisement, n'appartenait pas à ce groupe.

ÂGE DU GISEMENT

L'âge du gisement Li Mae Long a été diversement apprécié.

En 1983, Ginsburg & Ukakimapan lui ont donné une fourchette d'âge allant du haut du Miocène moyen à la base du Miocène supérieur en se fondant sur la découverte d'un *Stephanocemas* à Li, genre qui n'était connu jusqu'alors que dans la partie supérieure du Vindobonien et dans le Miocène supérieur.

En 1985, Jaeger *et al.* l'ont situé dans le milieu du Miocène moyen, le parallélisant avec le gisement chinois de Xiacaowan, sur la base d'un double argument : ils décrivent d'abord, sous le nom de *Diatomys* sp., une dent isolée qui, écrivent-ils, « pourrait être de taille similaire » à celle du *Diatomys* de Xiacaowan, gisement situé dans le Miocène moyen et à peine plus ancien que celui de Shanwang. Puis ils constatent, dans ce dernier gisement et à Li, la même association des deux genres *Diatomys* et *Stephanocemas*. L'âge des deux gisements, concluent-ils, ne peut être que très voisin.

La même année, nous avons placé le gisement de Li bien plus bas, dans le MN3b au sens de Mein (1979), c'est-à-dire sensiblement au niveau d'Artenay. La découverte postérieure de *Democricetodon* à Artenay a amené Mein (1989) à placer ce gisement à la base de la MN4 et donc d'abaisser légèrement la limite MN3/MN4. En 1990, nous avons donc placé le gisement de Li à la base de la MN4. L'âge estimé alors de l'arrivée des proboscidiens en Europe, c'est-à-dire l'âge d'Artenay qui était censé être le plus ancien gisement à mastodontes de ce continent, était de 18 à 19 Ma.

Depuis, Jacobs *et al.* (1989) ont étudié des *Prokanisamys* du Pakistan et ont attribué à l'espèce *Prokanisamys benjavuni* différentes dents échelonnées de 16,1 à 11,6 Ma. Ils estiment que cette durée de vie d'une espèce est suffisante et concluent que le gisement de Li ne peut pas être plus vieux que 16 Ma. Mais cette fourchette d'âge a été modifiée de 17,0 à 11,9 Ma par Flynn *et al.* (1990). Nous avons montré (*cf.* plus haut) que le matériel attribué par Jacobs et ses collaborateurs à *Prokanisamys benjavuni* était hétérogène, et qu'au moins trois spécimens (GSP 26042, GSP 26046 et GSP 26048) ne pouvaient avoir appartenu à l'espèce de Li, et devaient même correspondre à des lignées différentes. Les conclusions de Jacobs *et al.* sur l'âge de Li doivent donc être considérées comme dépassées. Plus récemment encore,

Ducrocq *et al.* (1994) reprennent les arguments de Jaeger *et al.* (1985) et ceux de Jacobs *et al.* (1981), mais ils ne semblent pas avoir retenu les nôtres sur les *Neocometes*, qu'ils ne discutent même pas, et concluent à un âge miocène moyen, vers 16,1 Ma selon leur figure 4.

Examinons les arguments de Jaeger *et al.* (1985). Ces auteurs ne donnent aucunes mesures, ni de leurs dents de Li, ni de celles de Xiacaowan. Or, chez *Diatomys*, les différences de taille sont importantes entre dents de rang différent et pour chaque dent les variations individuelles de taille ont une grande amplitude (voir notre tableau 1). Aussi ne peut-on pas, sur une comparaison aussi indirecte et sans l'appui d'aucune mesure, avancer que les deux *Diatomys* sont similaires. D'autre part, l'association de deux genres dans un gisement suffit rarement à le dater avec précision. Ainsi, en France, l'association des deux genres *Megacricetodon* et *Auchitherium* est connue d'Artenay (base de la MN4) à Doué-la-Fontaine (base de la MN9), ainsi que dans tous les gisements un peu importants d'âge intermédiaire (La Romieu dans la MN4b, Castelnau-d'Arbieu dans la MN5, Sansan dans la MN6, Steinheim dans la MN7, La Grive dans la MN7-8, Anwil dans la MN8), c'est-à-dire sur une durée d'environ 6 à 7 Ma. À Li, l'association *Diatomys-Stephanocemas* n'apporte donc aucune preuve, mais seulement des présomptions pour un âge miocène moyen. En 1985, ces arguments étaient justifiés pour tenter une approche de l'âge de Li, alors non précisé à l'intérieur du Miocène, mais depuis notre note de 1990, ils sont devenus obsolètes. Ajoutons que les restes de *Diatomys* n'ont pas été trouvés à Xiacaowan même, mais dans deux gisements voisins et d'âge équivalent, Songlinzhuang et Shanggou (Li Chuankei *et al.* 1983), que les auteurs regroupent sous le nom de Xiacaowan, qui est le type de la Formation de Xiacaowan (Li Chuankei *et al.* 1984). Qiu Zhuding nous a aimablement communiqué les mesures des p4 du *Diatomys* de Shanggou. Deux proviennent des récoltes d'avant 1985, elles mesurent respectivement 2,75 × 2,10 et 2,50 × 2,0 mm. Les autres ont 2,40 à 2,50 × 1,95 à 2,00 mm. Ces pièces sont donc nettement plus grandes que celle de Li Mae Long, qui apparaît donc, par le *Diatomys*, plus ancien que Shanggou. Or, Qiu Zhuding et Qiu Zhanxiang (1995) viennent de situer ce gisement de Shanggou dans le Miocène inférieur et plus précisément dans la MN4. Li Mae Long se trouve donc repoussé dans un niveau très bas de la MN4, confirmant nos conclusions en 1990 sur les *Neocometes*.

En effet, comme nous l'avons publié en 1990, le *Neocometes* de Li est plus archaïque que les *Neocometes* européens, en particulier le plus ancien, *Neocometes similis* du gisement d'Erkershofen en Bavière qui date de la MN4. D'autres gisements européens ont livré *Neocometes similis* et tous datent de la MN4, comme par exemple Bézian, Vieux-Collonges et Oyonnax en France, ainsi que Rubielos de Mora en Espagne. Li Mae Long doit donc se placer plus bas que ces gisements. Comme la présence de *Democricetodon* indique un âge postérieur à la MN3, nous le placerons à la base même de la MN4.

Quel est maintenant l'âge exact de la Formation ? D'une part *Diatomys liensis* peut être raisonnablement considéré comme l'ancêtre de *Diatomys shantungensis*. Or ce dernier a été retrouvé dans l'île de Kiusu au Japon, dans la Formation de Fukazuki, datée par la méthode des traces de fission à 18,5 ± 2,5 Ma (Kato & Otsuka 1995), ce qui implique pour le *D. shantugensis* un âge sûrement plus ancien que 16 Ma et entraîne donc pour *D. liensis* un âge au moins égal à 17 Ma. Par ailleurs, ces dernières années en Europe, différents auteurs, par des procédés de datations radiométriques et paléomagnétiques, ont essayé de chiffrer l'âge de la limite MN3/MN4 : Steiniger *et al.* (1989) la placent à 18 Ma, Krijsman *et al.* (1994) entre 17,8 et 18,5 Ma, tandis que plus récemment encore (1996), Berger et Schluneger *et al.* la situent tous aux alentours de 18,3 Ma.

En conclusion, nous placerons le gisement de Li Mae Long au début de la MN4, dont la base, d'après les données les plus récentes, est située entre 17,8 et 18,5 Ma.

CONCLUSIONS

1. Au terme ce cette étude, nous dressons ainsi la liste des mammifères récoltés à Li Mae Long :

Classe MAMMALIA

Ordre MARSUPIALIA
Famille DIDELPHIDAE
Siamoperadectes minutus Ducrocq *et al.*, 1992

Ordre INSECTIVORA
Famille ERINACEIDAE
Thaiagymnura equilateralis n.g. n.sp.
Hylomys engesseri n.sp.
Neotetracus butleri n.sp.
Erinaceinae indet. cf. *Mioechinus*
Famille TALPIDAE
Scapanulus lampounensis n.sp.

Ordre CHIROPTERA
Famille EMBALLONURIDAE
? *Taphozous* sp.
Famille MEGADERMATIDAE
Megaderma sp.
Famille RHINOLOPHIDAE
Rhinolophus yongyuthi n.sp.
Famille HIPPOSIDERIDAE
Hipposideros (*Brachipposideros*) *khengkao* n.sp.
Hipposideros felix n.sp.
Rhinolophoidea indet.
Famille VESPERTILIONIDAE
Ia lanna n.sp.
Famille MOLOSSIDAE
Rhizomops mengraii n.sp.
Vespertilionoidea indet.

Ordre SCANDENTIA
Famille TUPAIIDAE
Tupaia miocenica n.sp.
Ordre PRIMATES
Famille LORISIDAE
? *Nycticebus linglom* n.sp.
Famille TARSIIDAE
Tarsius thailandica Ginsburg *et* Mein, 1987

Ordre RODENTIA
Famille SCIURIDAE
Ratufa maelongensis Mein *et al.*, 1990
? *Atlantoxerus* sp.
Famille DIATOMYIDAE nov. fam.
Diatomys liensis Mein *et* Ginsburg, 1985
Famille CRICETODONTIDAE
Democricetodon kaonou n.sp.
Spanocricetodon janvieri n.sp.
Famille RHIZOMYIDAE
Prokanisamys benjavuni (Mein *et* Ginsburg, 1985)
Famille DENDROMURIDAE
Potwarmus thailandicus (Jaeger *et al.*, 1985)
Famille PLATACANTHOMYIDAE
Neocometes orientalis Mein *et al.*, 1990

Ordre CARNIVORA
Famille MUSTELIDAE
Martes sp.
Famille VIVERRIDAE
? *Semigenetta* sp.

Ordre PROBOSCIDEA
Famille STEGODONTIDAE
? *Stegolophodon* sp.

Ordre PERISSODACTYLA
Famille RHINOCEROTIDAE
Rhinocerotidae indet.

Ordre ARTIODACTYLA
Famille SUIDAE
Conohyus sindiensis (Lyddeker, 1884)
Famille TRAGULIDAE
Siamotragulus haripounchai n.sp.
Famille LAGOMERYCIDAE
Stephanocemas rucha Ginsburg *et* Ukkakimapan, 1983
Famille BOVIDAE
? *Homoiodorcas* sp.

En plus des mammifères, le gisement de Li Mae Long nous a livré des oiseaux étudiés par Cheneval & Mourer-Chauviré (Cheneval *et al.* 1991), ainsi que des reptiles, des amphibiens et des poissons non encore étudiés.

2. Les insectivores sont représentés par cinq formes, parmi lesquelles domine un *Hylomys* de petite taille : *H. engesseri* n.sp.

3. Les chiroptères sont représentés par neuf formes, où domine un *Hipposideros* de moyenne taille : *H. khengkao* n.sp.

4. Chez les rongeurs, huit formes sont représentées. *Potwarmus thailandicus* est de loin l'espèce

la plus répandue de tous les mammifères, suivie de *Diatomys liensis*.

5. *Diatomys liensis*, dont nous avons pu caractériser l'astragale, ne montre aucune adaptation au saut et ne peut donc être rattaché aux Pedetidae, qui, à la même époque, montraient une adaptation à la bipédie et au saut aussi parfaite qu'aujourd'hui. Il est par ailleurs bien différent tant des Geomyidae que des Chapparimyidae. Il correspond à une famille particulière que nous nommons les Diatomyidae nov. Le genre *Fallomus*, un peu plus primitif que *Diatomys*, en est l'ancêtre possible, on peut facilement l'inclure dans la nouvelle famille.

6. Le milieu de vie de la faune de Li Mae Long était une forêt tropicale le long d'une (vaste ?) étendue d'eau très peu profonde.

7. L'âge du gisement se trouve dans la partie inférieure de la MN4, soit aux alentours de - 18 Ma.

Remerciements

Nous adressons nos plus vifs remerciements à nos amis et collègues Qiu Zhuding de Beijing, Hans de Bruijn d'Utrecht, Louis L. Jacobs de Dallas, Everett Lindsay de Tucson, Manuel Ruedi de Zurich, Brigitte Senut et Herbert Thomas de Paris, qui nous ont montré et/ou nous ont procuré des moulages des matériaux qu'ils avaient récoltés ou dont ils avaient la charge. Nous sommes aussi grandement redevables à ceux qui nous ont aidés sur le terrain, le Professeur Benjawaan Ratanasthien, le Département de Géologie de l'Université de Chiangmai ainsi que le Department of Mineral Resources (D.M.R.) de la même ville. Nous remercions également Gerhart Storch et Lawrence J. Flynn qui ont revu le manuscrit. Les dessins ont été réalisés par M. Gaillard et Mmes F. Pilard et M.-T. Mein, les photos au microscope électronique par Mme C. Chancogne, les tableaux par D. Molin. Le texte a été saisi par Mme J. Maréchal. Que tous trouvent ici l'expression de notre gratitude.

RÉFÉRENCES

Beard K. C., Qi Tao, Dawson M. R., Wang Banyue & Li Chuankei 1994. — A diverse new primate fauna from the Middle Eocene fissure fillings in Southeastern China. *Nature* 368: 604-609.

Berger J. P. 1996. — Cartes paléoécologiques et palinspatiques du bassin molassique suisse. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abhandlungen 202 (1): 1-44.

Bruijn H. de & Hussain S. T. 1984. — The succession of Rodents faunas from the Lower Manchar Formation, Southern Pakistan and its relevance for the biostratigraphy of the Mediterranean Miocene. *Paléobiologie continentale*, Montpellier, XIV (2) : 191-204.

Bruijn H. de, Hussain S. T. & Leinders J. J. 1981. — Fossil Rodents from the Murree Formation near Banda Daud Shah, Kohat, Pakistan. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 84 (1): 71-99.

Butler P. M. 1948. — On the evolution of the skull and teeth in the Erinaceidae, with special reference to fossil material in the British Museum. *Proceedings Zoological Society of London* 118 (2): 446-500.

— 1980. — The giant Erinaceid *Deinogalerix* Freudenthal, from the Upper Miocene of Gargano, Italy. *Scripta geologica* 57: 1-72.

Butler P. M. & Hopwood A. T. 1957. — Insectivora and Chiroptera from the Miocene Rocks of Kenya Colony. *Fossil Mammals Africa*, London 13: 1-35.

Cheneval J., Ginsburg L. & Mourer-Chauviré C. 1984. — Découverte d'une avifaune dans le Nord de la Thaïlande. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 299 (19) : 1369-1372.

Cheneval J., Ginsburg L., Mourer-Chauviré C. & Ratanasthien B. 1991. — The Miocene avifauna of Li Mae Long locality, Thailand, systematics and paleoecology. *Journal of Southeast Asia Earth Sciences* 6 (2): 117-126.

Chopra S. R. K., Kaul S. & R. N. Vasishat 1979. — Miocene tree shrews from the Indian Sivaliks. *Nature* 281: 213, 214.

Dehm R. 1950a. — Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 91B: 321-428.

— 1950b. — Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Abhandlungen der Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, N. F. 58: 1-141.

Ducrocq S., Buffetaut E., Buffetaut-Tong H., Jaeger J. J., Jongkanjanasoonthorn Y. & Sutteethorn V. 1992. — First Fossil Marsupial from South Asia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 (3): 395-399.

Ducrocq S., Chaimanee Y., Sutteethorn V. & Jaeger J. J. 1994. — Age and paleoenvironment of Miocene mammalian faunas from Thailand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam 108: 119-163.

Engesser B. 1980. — Insectivora and Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogenen der Türkei. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 102: 45-149.

Fahlbusch V. 1966. — Cricetidae (Rodentia, Mammalia) aus der mittelmiocänen Spatenfüllung Erkertshofen bei Eichstätt. *Mitteilungen der Bayerischen Staatsammlung für Paläontologie und historische geologie* 6: 109-131.

Fejfar O. 1974. — Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) der Miozans der Tschechoslowakei. *Paleontographica*, Abt. A 146: 100-180.

Filhol H. 1890. — Étude sur les Mammifères fossiles de Sansan. *Bibliothèque de l'École Pratique des Hautes Études* XXXVII (1) : 1-319.

Fleagle J. G. 1988. — *Primate adaptation and evolution*. Academic Press, San Diego, California, 486 p.

Flynn L. J. 1982. — Systematic Revision of Siwalik Rhizomyidae (Rodentia). *Geobios* 15 (3) : 327-389.

— 1986. — Species longevity, stasis and stairsteps in rhizomyid rodents. *Contributions to Geology University of Wyoming*, Special Paper 3: 273-285.

Flynn L. J., Jacobs L. L. & Cheema I. U. 1986. — Baluchimyinae, a new Ctenodactyloid Rodent Subfamily from the Miocene of Baluchistan. *American Museum Novitates* 2841: 1-58.

Flynn L. J., Pilbeam D., Jacobs L. L., Barry J. C., Berhensmeyer A. K. & Kappelman J. W. 1990. — The Siwaliks of Pakistan: time and faunas in a Miocene terrestrial setting. *Journal of Geology* 98: 589-604.

Frost D. R., Wozencraft W. C. & Hoffmann R. S. 1991. — Phylogenetic Relationships of Hedgehogs and Gymnures (Mammalia, Insectivora, Erinaceidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 518: 1-69.

Gabunia L., Shevyreva N. & Gabunia V. 1985. — Une dent de Marsupial (Marsupialia) dans l'Oligocène inférieur de Zaïssan (Marsupialia) d'Asie. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 281 (3): 683-685.

— 1990. — A new Opposum (Didelphidae, Marsupialia, Metatheria, Mammalia) from the Lowermost Oligocene in the Zaysan Basin (Eastern Kazakhstan). *Paleontological Journal* 24 (1): 61-68.

Ginsburg L. 1988. — The primitive primate (Mammalia) of the Miocene of Li, Lamphun. *Proceedings of the Annual technical Meeting 1987. Department of Geological Sciences*, Chiangmai University, Thailand: 105-114.

Ginsburg L. & Mein P. 1987. — *Tarsius thailandica* n.sp., premier Tarsiidae (Primates, Mammalia) fossile d'Asie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 304 (19) : 1213-1215.

Ginsburg L., Mein P. & Tassy P. 1991. — The Miocene Mammals of Li Basin, Changwat Lamphun, Thailand. *Annual Technical Meeting 1989 and IGCP-246 (1991), Report of the Geological Society*, Chiangmai University, Thailand: 101-109.

Ginsburg L. & Tassy P. 1985. — The fossil mammals and the age of the lignite beds in the intramountain basins of Northern Thaïland. *Journal of the Geological Society of Thailand*, Bangkok 8 (1-2): 13-27.

Ginsburg L. & Thomas H 1987. — Découverte d'un nouveau gisement de Vertébrés dans les dépôts continentaux du Miocène du nord de la Thaïlande (Amphoe Pong, province de Phayao). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 304, série II, 18 : 1151-1154.

Ginsburg L. & Ukkakimapan Y. 1983. — Un Cervidé nouveau du Miocène d'Asie et l'âge des bassins intramontagneux du nord de la Thaïlande. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 297, série II : 297-300.

Hofmann A. 1893. — Die Fauna von Göriach. *Abhandlungen der Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, Vienna 15(6): 1-87.

— 1909. — Säugetierreste aus einigen Braunkohlenablagerungen Bosniens und der Herzegowina. *Wissenschaftliche Mitteilungen der Bosnia und Herzegowina* 11 (III): 558-571.

Jacobs L. L. 1977. — A new genus of murid Rodent from the Miocene of Pakistan and comments on the origin of the Muridae. *PaleoBios* 25: 1-11.

— 1981. — Miocene lorisid primates from Pakistan Siwaliks. *Nature* 289 (5798): 585-587.

Jacobs L. L., Flynn L. J. & Downs W. R. 1989. — Neogene Rodents of Southern Asia, *in* Brack C. C. & Dawson M. R. (eds), Paper in Honor to A. L. Wood. *Natural History Museum of Los Angeles County, Scientifical serie* 33: 157-177.

Jaeger J. J., Tong H., Buffetaut E. & Ingavat R. 1985. — The first fossil rodents from the Miocene of northern Thailand and their bearing on the problem of the origin of the Muridae. *Revue de Paléobiologie*, Genève 4 (1) : 1-7.

Kato T. & Otsuka H. 1995. — Discovery of Oligomiocene Rodents from West Japan and their geological and paleontological significance. *Vertebrata PalAsiatica* 33 (4): 320-329.

Kaup J. 1839. — *Description d'ossements fossiles de Mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Muséum grand-ducal de Darmstadt*, 5 : 90-119.

Krijgsman W., Langereis C. G., Daams R. & Meulen A. J. Van der 1994. — Magnetostratigraphic dating of the Middle Miocene climate change in the continental deposits of the Aragonian type area in the Calatayud-Teruel basin (Central Spain). *Earth Planetary Science Letter* 128: 513-526.

Legendre S. 1982. — Hipposideridae (Mammalia: Chiroptera) from the mediterranean middle and late Neogene, and evolution of the genera *Hipposideros* and *Asellia*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2 (3): 372-385.

— 1984. — Étude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques. *Revue Suisse de Zoologie* 91 (2) : 399-442.

— 1985. — Molossidés (Mammalia, Chiroptera) cénozoïques de l'Ancien et du Nouveau Monde ; statut systématique, intégration phylogénique des données. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlung* 170 (2): 205-227.

Legendre S., Rich H. V., Rich P. V., Knox G. J., Punyaprasiddhi P., Trümpy D. M., Wahlert J. & Napawongsenewman P. 1988. — Miocene fossil Vertebrates from the Nong Hon - I (A) exploration well of Thaï Shell exploratioo and production company limited, Phitsanulôt Basin, Thailand. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8 (3): 278-289.

Li Chuan-Kuei 1974. — A probable Geomyoid rodent from Middle Miocene of Linchu, Shantung. *Vertebrata PalAsiatica* 12 (1): 43-53.

Li Chuankei, Liu Yipu, Gu Yumin, Hou Lianhai, Wu Wenyu & Qiu Zhuding 1983. — The Aragonian Vertebrate fauna of Xiacaowan, Jiangsu. I - A brief introduction to the fossil localities and preliminary report on the new material. *Vertebrata PalAsiatica* 21 (4): 313-327.

Li Chuankei, Wu Wenyu & Qiu Zhuding 1984. — Chinese Neogene: subdivision and correlation. *Vertebrata PalAsiatica* 22 (3): 163-178.

Lindsay E. H. 1987. — Cricetid rodents of Lower Siwalik deposits, Potwar Plateau, Pakistan and Miocene mammals dispersal events. *Annals of the Institut of Geology Publication of Hungary*, LXX: 483-488.

— 1988. — Cricetid rodents from Siwalik deposits near Chinji village. I: Megacricetodontinae, Myocricetodootinae and Dendromurinae. *Palaeovertebrata* 18: 95-154.

MacInnes D. G. 1957. — A New Miocene Rodent from East Africa. Fossil Mammals of Africa. 12. *British Museum (Natural History), Publications*: 1-35.

Martin T. 1995. — Incisor enamel microstructures and phylogenetic interrelationships of Pedetidae and Ctenodactyloidea (Rodentia). *Berliner geowissenschaften Abhandlungen* 16: 693-707.

Mein P. 1958. — Les Mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 5 : 1-122.

— 1979. — Rapport d'activité du groupe de travail vertébrés. Mise à jour de la biostratigraphie du Néogène basée sur les Mammifères. *Annales de Géologie des Pays helléniques*, Athènes, H. S. : 1367-1372.

— 1989. — Updating of MN zones, *in* Lindsay E. H., Falhlbusch V. & Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology. Nato Asi Serie*, A, Life Sciences 180: 73-90.

Mein P. & Ginsburg L. 1985. — Les Rongeurs miocènes de Li (Thaïlande). *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 301 (19) : 1369-1374.

Mein P., Ginsburg L. & Ratanasthien B. 1990. — Nouveaux Rongeurs du Miocène de Li (Thaïlande). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 310 : 861-865.

Mourer-Chauviré C., Senut B., Pickford M. & Mein P. 1996. — Le plus ancien représentant du genre *Struthio* (Aves, Struthionidae), *Struthio coppensi* n.sp., du Miocène inférieur de Namibie. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série IIA, 322 : 325-332.

Pickford M. 1988. — Revision of the Miocene Suidae of the Indian Subcontinent. *München geowissenschaften Abhandlungen* A 12: 1-91.

Qiu Zhanxiang & Gu Yumin 1986. — The Aragonian vertebrate fauna of Xiacaowan, Jiansu - 3. Two carnivores, *Semigenetta* and *Pseudaelurus*. *Vertebrata PalAsiatica* 23 (1): 20-31.

Qiu Zhuding 1986. — Fossil Tupaiid from the Hominoid locality of Lufeng. *Vertebrata PalAsiatica* 24 (4): 308-319.

— 1989. — Fossil Platacanthomyids from the Hominoid locality of Lufeng, Yunnan. *Vertebrata PalAsiatica* 27 (4): 268-283.

Qiu Zhuding & Qiu Zhanxiang 1995. — Chronological sequence and subdivision of Chinese Neogene mammalian faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 116: 41-70.

Schluneger F., Burbank D. W., Matter A., Engesser B. & Mödden C. 1996. — Magnetostratigraphic calibration of the Oligocene to middle Miocene (30-15 MA) mammal biozones and depositional sequences of the Swiss Molasse basin. *Eclogae geologicae Helvetiae* 89 (2): 753-788.

Schwartz J. H. & Tattersall I. 1985. — Evolutionary relationships of living Lemurs and Lorises (Mammalia, Primates) and their potential affinities with european Eocene Adapidae. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*, New York 60 (1): 1-100.

Sigé B. 1968. — Les Chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. I - Étude systématique. *Paleovertebrata* 1 (3): 65-133.

Skoczen S. 1980. — Scaptonychini Van Valen, 1967, Urotrichini and Scalopini Dobson, 1883 (Insectivora, Mammalia) in the Pliocene and Pleistocene of Poland. *Acta Zoologica Cracoviensa* 24 (9): 411-448.

Steininger F. F., Bernor R. L. & Fahlbusch V. 1989. — European Neogene marine: continental chronologic correlations, *in* Lindsay E. H., Fahlbusch V. & Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology. Nato Asi. Serie*, A, Life Sciences 180: 15-46.

Storch G. & Qiu Zhuding 1991. — Insectivores (Mammalia: Erinaceidae, Soricidae, Talpidae) from the Lufeng Hominoid locality, late Miocene of China. *Geobios* 24 (5) : 601-621.

Tassy P., Anupandhanant L., Ginsburg L., Mein P., Ratanasthien B. & Sutteethorn V. 1992. — A new *Stegolophodon* (Proboscidea, Mammalia) from the Early Miocene of northern Thailand. *Geobios* 25 (4) : 511-523.

Thomas H. 1977. — Un nouveau Bovidé dans les couches à Hominoidea du Nagri (Siwaliks moyens, Miocène supérieur), Plateau du Potwar, Pakistan : *Elaschistoceras khauristanensis* gen. et sp. nov. (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia). *Bulletin de la Société géologique de France*, (7) XIX, 2 : 375-383.

— 1981. — Les Bovidés miocènes de la formation de Ngorora du Bassin de Baringo (Rift Vallée, Kenya). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 84 (3/4): 335-410.

— 1983. — Les Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène moyen de la Formation Hafuf (Province de Hasa, Arabie saoudite). *Paleovertebrata* 13 (5): 157-206.

Thomas H., Ginsburg L., Hintong C. & Sutteethorn V. 1990. — A new tragulid, *Siamotragulus sanyathanai* n.g., n.sp. (Artiodactyla, Mammalia) from the Miocene of Thaïland (Amphoe Pong, Payao Province). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 310 (7) : 989-995.

Wessels W., Bruijn H. de, Hussain S. T. & Leinders J. J. M. 1982. — Fossil rodents from the Chinji Formation, Banda Daud Shah, Kohat, Pakistan. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, sér. B, 85 (3): 337-364.

Whitworth T. 1958. — Miocene ruminants of East Africa, *in Fossil Mammals of Africa*, British Museum of Natural History, London 15: 1-50.

Zeng Shaohua 1993. — *Quaternary Rodents of Sichuan - Quizhou area, China*. Science Press, Beijing: 1-270.

Soumis pour publication le 14 janvier 1997 ;
accepté le 19 juin 1997.